

# Über Unterschiede zwischen Frühjahrs- und Sommergeneration des Segelfalters *Iphiclides podalirius* (Linnaeus, 1758)

(Lepidoptera, Papilionidae)

Von Theodor A. Wohlfahrt

Institut für Zoologie I der Universität Würzburg

## Abstract

Studies on *Iphiclides podalirius* (Linnaeus 1758):  
Differences between male swallowtails of spring- and summer generations.

Males of the swallowtail *Iphiclides podalirius* (L.) of spring- and summer generations have been found to differ statistically by a number of morphological traits. They hereby display the effects of different hormonal conditions as the consequences of their (developmental) determination to either generation in correlation to day length (light) and to the natural variability of the time required for their larval development. Furthermore there are described some of the changes which concern the duration of the development as well as certain behavioural pattern, observed in caterpillars after their determination has become final. The differences between the two types of butterflies are essentially related to alterations of the physiologic strategies of the caterpillars as responses to their internal milieu.

According to either developmental determination, the imaginal disks obviously become subjected to specific growth impulses which finally lead to differently shaped wings and to scales of different size. In the summer generation the individuals develop larger wings which carry smaller scales, though. Further — secondary — differences between both types of butterflies may arise by the effects of exogene conditions such as temperature. The diapause by itself does not decide on the specific appearance of the adult, as swallowtails hatching after a latent pupal development, proved to be identical to those of the spring generation.

## 1. Einleitung, Problemstellung, Historisches

Die Modifikationen der Hormonwirkungen ermöglichen bei Arthropoden eine Steuerung der Entwicklung durch Umweltfaktoren über Sinnesorgane und das hormonale System (BÜCKMANN 1970, 1974). Wie empfindlich diese Reaktionen sein können, hat NEUMANN (1976) an der Steuerung der lunaren Schlüpfperiodik bei der Mücke *Clunio marinus* Hal. gezeigt. Exogene Faktoren wirken sich auch auf die zyklische Formenbildung der Insekten aus (MÜLLER 1954, 1957). So sind bei Tagfaltern die oft sehr verschiedenen Erscheinungsformen der Generationen innerhalb eines Jahres lange bekannt. Die Analyse ihrer Entstehung führte, die Regen- und

Trockenzeitformen der Tropen ausgenommen, ebenfalls zur Photoperiodik (MÜLLER 1955). Eine ausführliche Untersuchung der habituellen Ausprägung des „Saisondimorphismus“ beim Landkärtchen *Araschnia levana* L. hat REINHARDT (1969) gegeben. Der Segelfalter *Iphiclides podalirius* (L.) zeigt ebenfalls eine ausgeprägte zeitliche Variabilität, die jedoch nicht allein Verschiedenheiten der Form und Farbe (Saisondimorphismus und Saisondichroismus), sondern auch verschiedenartiges Verhalten einschließt. So erscheint es gerechtfertigt, diese Gegebenheiten zusammenzustellen, um die Tragweite hormonaler Umstellungen durch Außenfaktoren zu zeigen und den Gründen für die so verschiedenartigen Auswirkungen nachzugehen. In der Literatur ist über die Verschiedenheit der beiden Segelfaltergenerationen wenig zu finden. Die Autoren der Schmetterlingsbücher beschränken sich darauf, die auffallendsten Merkmale zu nennen, stärkere Schwärzung der Frühjahrsfalter, hellere Färbung und längere Schwänze der Sommerfalter, die braunen Winter- und grünen Sommerpuppen (SEITZ 1909, BERGE-REBEL 1910, FORSTER-WOHLFAHRT 1976). BERGMANN (1952) macht Angaben über die Wirkung von Temperatur und Feuchtigkeit auf die Färbung des Segelfalters, gibt jedoch keine genauen Daten.

Die postembryonale Entwicklung auch des Segelfalters wird in der bekannten Weise durch die Tageslänge determiniert (WOHLFAHRT 1954, 1955). Die Einwirkung von Kurztagen auf die Raupen von der Mitte des vorletzten Stadiums an ergibt Latenzentwicklung mit Diapause und in der Folge die Frühjahrsgeneration (generatio vernalis = gen. vern.) des nächsten Jahres, wobei es nichts besagt, wenn unter besonderen Umständen gelegentlich einmal ein Falter schon im Spätsommer erscheint (WOHLFAHRT 1957). Langtage induzieren Subitanentwicklung und damit eine zweite Generation im selben Jahr, die Sommergeneration (generatio aestivalis = gen. aest.). Die kritische Tageslänge liegt in Mitteleuropa etwa bei 16 Stunden (Sonnenaufgang bis Sonnenuntergang). Das Wachstum der Raupen ist in hohem Maße von der Temperatur abhängig. Daraus folgt, daß der Frühsommer relativ hohe Temperaturen haben muß, wenn eine Sommergeneration entstehen soll. Das ist im Süden meistens der Fall. In Mitteleuropa trifft man dagegen die Sommerfalter, wenn überhaupt, nur vereinzelt und bestenfalls nach entsprechend warmen und trockenen Frühsommern häufiger an (fakultativer Bivoltinismus) (WOHLFAHRT 1954).

Der Zoologischen Staatssammlung München danke ich für die leihweise Überlassung der 6 Sommerfalter von Kalamata und der 17 Falter von Marasch, ebenso dem Löbbecke-Museum in Düsseldorf für die 10 Falter von der Loreley. Der Wetterwarte Würzburg bin ich für die Überlassung der meteorologischen Unterlagen zu Dank verpflichtet. Für Beratung und Anregungen in statistischen Fragen danke ich Herrn Dr. H. Vogt, Institut für Angewandte Mathematik und Statistik der Universität Würzburg.

## 2. Material und Methoden

Die Untersuchungen wurden an männlichen Faltern durchgeführt. Bei den Segelfaltern sind die ♂♂ im Vergleich mit den ♀♀ eindeutig apomorph. So war zu erwarten, daß Verschiedenheiten deutlicher in Erscheinung treten. Die Falter stammten vorwiegend aus Unterfranken (Population Gambach am Main). Zum Vergleich diente Material von anderen Standorten, die jeweils gesondert erwähnt sind. Nach Möglichkeit sind Falter verschiedener Jahrgänge einbezogen, um zufallsbedingte klimatische Einflüsse zu erfassen beziehungsweise

auszuschließen. Als charakteristisch wurden Freilandtiere angesehen, die Befunde konnten an Zuchtmaterial überprüft werden. Die Bedingungen sind bei den Versuchen vermerkt.

Zur Beurteilung der Flügelform dienen folgende Werte (Abb. 1).

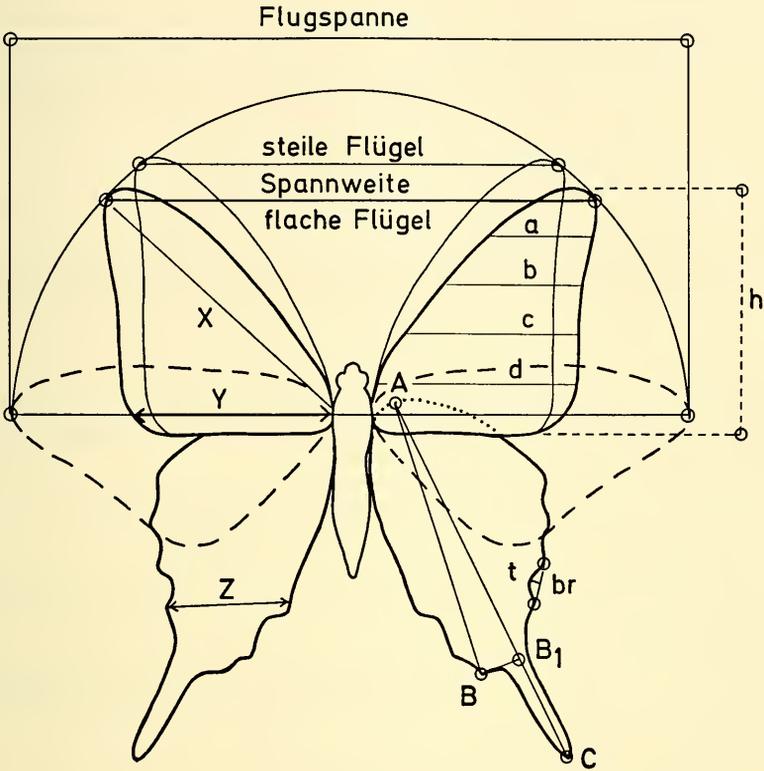


Abb. 1: *I. podalirius*, Meßstrecken.

x	Vorderrandlänge	z	Hinterflügelbreite
y	Vorderflügelbreite	AB	Hinterflügelänge
$(a+b+c+d)/4$	Mittlere Vorderflügelbreite	AC	Hinterflügelgesamtlänge
h	Vorderflügelhöhe	B <sub>1</sub> C	Schwanzlänge
		br	Zackenbreite
		t	Zackentiefe

Fig. 1 *I. podalirius* (L.) Wing section measured for comparison:

Fore-wing:		Hind-wing	
x	Maximal distance between insertion and forward wing-tip	z	breadth
y	breadth	AB	length
$(a+b+c+d)/4$	mean breadth	AC	total length (wing-tail included)
h	height	B <sub>1</sub> C	tail length
		br	breadth of indentation
		t	height of indentation

### Vorderflügel:

Spannweite (s): Entfernung von einer Flügelspitze zur andern bei normal gespannten Faltern (Hinterrand der Flügel auf einer Geraden).

Flugspanne (f): Entfernung von einer Flügelspitze zur andern bei extrem gebreiteten Flügeln (Verbindung von der Spitze zur Wurzel beider Flügel auf einer Geraden).

Beide Werte sind von der Größe der Falter abhängig. Um diese auszuschalten, kann die Spannweite in % der Flugspanne ausgedrückt werden: Relative Spannweite (RSp). Sie ist abhängig vom Anstieg des Vorderrandes beim normal gespannten Falter, und sie wird um so kleiner, je steiler der Vorderrand bei gleicher Flugspanne ansteigt. Sie ist deshalb ein Indikator für die Form der Vorderflügel.

Vorderrandlänge: Entfernung der Flügelspitze von der Flügelwurzel.

Höhe (H): Länge einer Senkrechten auf dem Hinterrand bis zur Flügelspitze, verwendet als Relative Vorderflügelhöhe (RVh): Höhe in % der Vorderrandlänge.

Breite: Entfernung der Mündung der Ader Analis 2 in den Flügelrand von ihrer Basis an der Flügelwurzel, verwendet als Relative Vorderflügelbreite (RVb): Breite in % der Vorderrandlänge. Außerdem wurde die Mittlere relative Vorderflügelbreite ( $\overline{RVb}$ ) berechnet.

### Hinterflügel:

Das wichtigste Gestaltsmerkmal sind die langen Schwänze infolge der Verlängerung der Ader Media 3. Um ihre Größe zu erfassen, wurden folgende Messungen durchgeführt.

Gesamtlänge: Entfernung der Schwanzspitze vom Vorderrand des Flügels an dessen oberer Umbiegungsstelle.

Länge: Entfernung des distalen Endes der 1. Cubitalader vom Vorderrand.

Schwanzlänge: Sie ergibt sich aus der Differenz Gesamtlänge minus Länge; sie ist von der Faltergröße abhängig und wird deshalb besser in % der Gesamtlänge ausgedrückt: Relative Schwanzlänge (RSI).

Breite: Entfernung der Zacke an der Ader Media 2 zum Innenrand, und zwar an der Ausbuchtung, auf welcher der anale Augenfleck liegt, verwendet als Relative Hinterflügelbreite (RHb): Breite in % der Länge.

Der Rand der Hinterflügel ist mehr oder weniger stark gezackt. Die Entfernung der distalen Enden von Media 1 und 2 sei die Zackenbreite, das Lot vom tiefsten Punkt der Einbuchtung auf die Zackenbreite die Zackentiefe. Die Zackentiefe in % der Zackenbreite ergibt die Relative Zackentiefe.

Ein wesentliches Merkmal ist die Größe der Flügelfläche, die bei Tagfaltern die Größe des Falters ausmacht. Sie kann durch Planimetrieren ermittelt werden, ein umständliches und zeitraubendes Verfahren, das sich für großes Material zumal auch an anderen Orten wenig eignet. Deshalb wurde ein Verfahren ausgearbeitet, welches die mittlere Größe der Falter einer Population leicht und trotzdem zuverlässig zu ermitteln gestattet. Zunächst wurden vermittels Epiprojektion eine größere Anzahl Segelfalterflügel in den Umrissen vergrößert gezeichnet und planimetriert. Dabei ergab sich, daß steilere Vorderflügel selbst bei gleich großer Flugspanne häufig eine größere Fläche aufweisen, daß folglich die Größe in Zusammenhang mit der Flügelform steht. Die Flügelform ist durch die relative Spannweite definiert, je kleiner ihr Wert, desto steiler der Vorderflügel, beziehungsweise, desto größer im Verhältnis die Flügelfläche.

Der unmittelbare Eindruck von der Größe eines Falters geht allerdings weniger von der Flügelfläche aus, als von der Flugspanne. Deshalb lag es nahe, sie zum Größenvergleich zu verwenden. Weil die tatsächliche Größe durch die gesamte Flügelfläche gegeben ist, die Flugspanne jedoch die Vorderflügel allein betrifft, so war zunächst die Korrelation zwischen den Flächen der Vorder- und Hinterflügel zu ermitteln. Sie beträgt 0,94 ( $n = 25 \text{ ♂ ♂}$ , gen. vern., Gambach). Die Korrelation zwischen Vorderflügelfläche und Vorderrandlänge (Flugspanne) war mit 0,88 ( $n = 96 \text{ ♂ ♂}$ , gen. vern., Gambach) weniger gut, jedoch noch immer so günstig, daß die Flugspanne zum Größenvergleich verwendet werden konnte. Bei der gen. vern. entspricht also die Flugspanne (f) angenähert der Vorderflügelfläche (F) und

damit der Faltergröße. Wenn  $f_{\text{theor.}}$  die theoretisch im richtigen Verhältnis zu  $F$  stehende Flugspanne ist, gilt

$$(1) \quad f_{\text{vern.}} = f_{\text{vern. theor.}} \triangleq F_{\text{vern.}}$$

Bei der gen. aest. liegt der Fall nicht so einfach, denn ihre Vorderflügel steigen meist steiler an, was sich entsprechend auf die Größe auswirken wird. Um die aest.-Flugspanne zum Größenvergleich brauchbar zu machen, ist sie folglich gegenüber derjenigen der gen. vern. entsprechend dem Verhältnis der Vorderflügelflächen zu vergrößern.

$$f_{\text{aest. theor.}} = \frac{f_{\text{vern.}} \cdot \sqrt{F_{\text{aest.}}}}{\sqrt{F_{\text{vern.}}}}$$

Nun ist  $f_{\text{aest.}} < f_{\text{aest. theor.}}$ , oder

$$f_{\text{aest. theor.}} - f_{\text{aest.}} = \Delta.$$

Die Differenz  $\Delta$  kann in % der  $f_{\text{aest.}}$  ausgedrückt und ihr zugerechnet werden, dann entspricht die Summe der Größe der Sommerfalter:

$$(2) \quad f_{\text{aest.}} \cdot \left(1 + \frac{\Delta}{100}\right) = f_{\text{aest. theor.}} \triangleq F_{\text{aest.}}$$

Um unter Einbeziehung der Flügelform mittels der relativen Spannweite die Werte für  $\Delta$  zu finden, wurde  $f_{\text{vern.}}/f_{\text{aest. theor.}}$  im Verhältnis von  $\sqrt{F_{\text{vern.}}}/\sqrt{F_{\text{aest.}}}$  an entsprechenden Falterpaaren (1 ♂ vern., 1 ♂ aest.) für folgende Fälle berechnet: relative Spann-

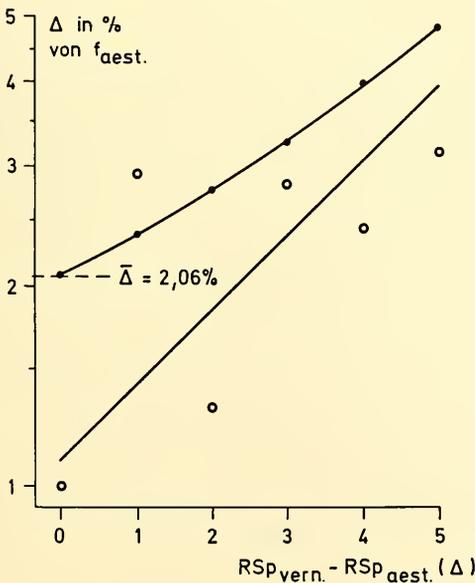


Abb. 2: *I. podalirius* ♂♂, Diagramm zur Ermittlung der Größe ( $F$ ) von Sommerfaltern einer Population mittels der Differenz der relativen Spannweiten vern.—aest. ( $\Delta$ ). Ausgangswerte Population Gambach.

Fig. 2: Diagram to determine the individual body size ( $F$ ) of adult ♂♂ from summer generations by means of the difference between the relative wing spans, i. e. spring-type — summer-type ( $\Delta$ ). Standard values: Population from: Gambach.

weite vern. minus relative Spannweite aest. = 0 (n = 11), 1 (n = 6), 2 (n = 7), 3 (n = 5), 4 (n = 7) und 5 (n = 7). In jedem Kollektiv wurde  $\Delta$  in % von  $f_{aest.}$  ausgedrückt, gemittelt und die Ergebnisse als Ordinaten über den Differenzen der relativen Spannweiten eingetragen. Dabei zeigt sich, daß die Werte  $\Delta$  exponentiell ansteigen, was nicht verwundern kann, weil es sich dabei um einen Ausdruck der Größe und somit eines Wachstums handelt. Da alle Werte von Faltern derselben Population (Gambach) stammen und da die Aussage für die gesamte Population gelten soll, wurden die Werte aller  $\Delta$  gemittelt, der neue Wert in die Ordinate über dem Abszissenwert 0 eingetragen und die Regression von hier beginnend in jeweils gleichen Abständen zu der auf Grund der Einzelwerte von  $\Delta$  ermittelten Regression gezogen (Abb. 2). Diese Kurve sollte nunmehr gestatten, für jede Segelfalterpopulation bei bekannter Differenz der relativen Spannweiten der beiden Generationen an der Ordinate abzulesen, um wieviel %  $f_{aest.}$  jeweils vergrößert werden muß, damit sie der mittleren Größe der Sommerfalter ( $F_{aest.}$ ) angenähert entspricht. Voraussetzung ist, daß die Verhältnisse bei der Art *I. podalirius* überall gleich sind.

Um diesen Satz auf seine Richtigkeit zu prüfen, wurde vermittlems der genannten Falterpaare ein Faktor (c) berechnet, der es gestattet, bei bekannter Spannweite (s) und Flugspanne (f) die Größe (F) unmittelbar zu erhalten. Dazu wird F als Produkt von s, f und je einem Proportionalitätsfaktor ( $\alpha, \beta$ ) aufgefaßt. Dann ist

$$F = (\alpha \cdot s) \cdot (\beta \cdot f) = \alpha \cdot \beta \cdot s \cdot f ; \alpha \cdot \beta \text{ sei } c,$$

daraus folgt

$$(3) \quad F = c \cdot s \cdot f ,$$

wobei  $c = F/s/f$  bei bekannter Fläche (F) berechnet werden kann.

Die Werte für c wurden in derselben Weise wie zuvor als Ordinaten eingetragen, wobei auf der Abszisse wieder die Differenzen der relativen Spannweiten gen. vern. minus gen. aest. stehen. Die Regression  $c_{aest.}$  verläuft linear, weil die geometrische Wachstumskomponente bereits durch die Art der Berechnung von c berücksichtigt ist. Für  $c_{vern.}$  ist der Mittelwert eingesetzt, um eine einheitliche Vergleichsbasis gegenüber  $c_{aest.}$  zu haben. Die Werte für  $c_{aest.}$  wurden wie zuvor gemittelt und die allgemein gültige Regression vom Mittelwert aus parallel zur ursprünglichen aest.-Regression geführt. Von hier aus lassen sich die Werte für c allgemein ablesen (Abb. 3).

Nunmehr wurden die Größen für 12 geographisch teilweise sehr weit getrennte Populationen (Tab. 1) nach (2) und (3) berechnet und die Quotienten gen. aest./vern. vermittlems t-Test verglichen, nachdem eine Verschiedenheit der Streuungen nicht nachgewiesen werden konnte. Zwischen den mit den beiden Methoden gewonnenen Daten besteht kein signifikanter Unterschied ( $p = 0,31$ ), ihre Korrelation beträgt 0,90; folglich kann die einfachere Summenmethode (2) unbedenklich zum Größenvergleich innerhalb der Art *I. podalirius* ( $\delta \delta$ ) verwendet werden. Da von den beiden am weitesten voneinander entfernten Populationen Loreley und Marasch planimetrische Werte für die Vorderflügel vorlagen, wurden diese aest./vern.-Quotienten ebenfalls berechnet. Sie liegen mitten in der Variationsbreite und bestätigen damit die Berechtigung der Anwendung von (2)<sup>1</sup>. Im konkreten Fall (gemesse-

---

<sup>1</sup> Um die Brauchbarkeit der Formel (2) unmittelbar zu testen, wurde  $\sqrt{F_{aest.}} / \sqrt{F_{vern.}}$  mit  $f_{aest. \text{ theor.}} / f_{vern.}$  an  $\delta \delta$ -Kollektiven von 3 Populationen verglichen. (Gambach  $n_{aest.} = 15, n_{vern.} = 15$ ; Loreley  $n_{aest.} = 5, n_{vern.} = 6$ ; Marasch  $n_{aest.} = 13, n_{vern.} = 6$ ). Die Abweichungen gegenüber den  $\sqrt{F_{aest.}}$  lagen im Bereich von  $\pm 1,5$  bis  $\pm 0,7$  % der  $f_{aest. \text{ theor.}}$ , also ermöglicht (2) die Berechnung eines weitgehend richtigen Schätzwertes für die Größe der Sommerfalter.

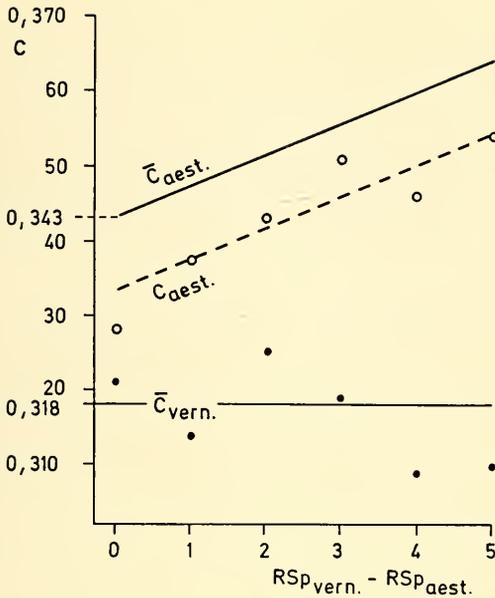


Abb. 3: *I. podalirius* ♂♂, Diagramm zur Ermittlung der Größe (F) von Sommerfaltern einer Population vermittelt des Produktes (c) aus je einem Proportionalitätsfaktor für Spannweite und Flugspanse. Ausgangswerte Population Gambach.

Fig. 3 Diagram of individual body sizes in a population of adult ♂♂ from a summer generation, calculated as the products (c) of the individual proportions between the opening capacity and the natural wingspan. Standard values: Population from Gambach.

Tabelle 1: Herkunft der zur Prüfung der Formeln (2) und (3) verwendeten

*I. podalirius* (L.) ♂♂

Origin of the *I. podalirius*-♂♂ pooled for testing the formulae (2) and (3).

Populationen		n gen. vern.	n gen. aest.
Mitteleuropa	Loreley (Rhein)	5	5
	Gambach (Main)	51	31
Südeuropa			
Südfrankreich	Thézan (Dp. Hérault)	10	11
Norditalien	Laigueglia	13	8
	Andora	13	18
Jugosl. Adria-Inseln	Poreč	4	6
	Korčula	9	11
Griechenland	Thessaloniki	16	16
	Lamia	16	16
	Athen	18	11
	Kalamata	22	6
Kleinasien			
Silic. Taurus	Marasch	4	13

ne Werte) beziehen sich die Größenangaben der Flugspanne auf mm, im Falle  $f \triangleq$  Größe ist jedoch von einer Bezeichnung abgesehen worden, weil die Größe der gen. aest. in der Berechnung nach (2) keinen absoluten Wert darstellt; in Abb. 10 ist mm in Klammer gesetzt. Die Flugspanne ist als Abszisse einfachheitshalber nicht logarithmisch geteilt, weil die geringe Verschiebung die Anschaulichkeit nur unwesentlich verändert.

In bezug auf das Erfassen der Falterfärbung wurde hinsichtlich der Schwärzung des Abdomenrückens der gen. aest. in folgender Weise verfahren. Zunächst wurde die Breite der Schwärzung an jedem der 8 Abdominalsegmente von 59 vern.-Faltern dorsal in der Aufsicht gemessen und jeweils der Durchschnitt  $\Sigma/8$  ermittelt. Die Wölbung des Rückens kann in Betracht der Ähnlichkeit der eingetrockneten Abdomina vernachlässigt werden. Das Ergebnis wurde in % der größten Kopfbreite (Abstand der lateralen Augenränder) des betreffenden Falters ausgedrückt und der Mittelwert aus sämtlichen 59 Faltern berechnet ( $\overline{M}_s$  vern.). Nun ist die dorsale Schwärzung der vern.-Abdomina vollständig, also 100 %, folglich kann auch ihr Mittelwert im Vergleich mit den aufgehellten aest.-Abdomina als 100 % Schwärzung gesetzt und die aest.-Schwärzung in % davon ausgedrückt werden; sie ist dann zu multiplizieren mit dem Quotienten  $100/\overline{M}_s$  vern. = 1,29. Bei den entsprechenden Messungen an aest.-Faltern war zu berücksichtigen, daß das Schwarz des Abdomenrückens nach lateral und distal nicht scharf begrenzt ist. Deshalb wurde je Segment die Breite der Zone schwarzer Schuppen allein und die Breite der gesamten Zone einschließlich der eingestreuten hellen Schuppen gemessen und hiervon je Tier der Durchschnitt  $\Sigma/16$  berechnet. Nun überdecken sich die gemessenen Zonen der schwarzen und der gemischten schwarzen, grauen und hellen Schuppen, außerdem sind die Übergangszonen verhältnismäßig hell, weshalb der Schwärzungswert zweckmäßig nochmals durch 2 geteilt wird. Schließlich ist die Beziehung zur gen. vern. als gemeinsamem Nenner herzustellen. Somit errechnet sich der dorsale Schwärzungsgrad eines aest.-Abdomens bei Schwärzung vern. = 100 prozentual in guter Näherung als

$$(4) \quad \frac{100 \cdot \Sigma / 32 \cdot 1,29}{\text{Kopfbreite}}$$

Zur Untersuchung der Schuppen wurden an bestimmten stets gleichen Flügelstellen kleine Stücke lufttrocken ausgeschnitten und in Xylol eingelegt, bis alle Luft aus den Hohlräumen verdrängt war, dann erfolgte Einbetten in Caedax zwischen je zwei verschieden große, dünne Deckgläser. So konnten die Präparate in durchfallendem Licht von beiden Seiten stark vergrößert betrachtet werden. Zur Feststellung der Schuppenlagen wurden lufttrockene Flügelstückchen ohne Vorbehandlung in Paraffin eingebettet und nach genauer Orientierung senkrecht geschnitten. Ein Anfärben der Schnitte erübrigt sich wegen der hinreichenden Pigmentierung der Objekte.

Die Dicke der Puppencuticula wurde an Alkohol-Celloidin-Schnitten von 30  $\mu$ m Dicke gemessen. Fixierung bei 40° C in folgendem Gemisch: Äthylalkohol (abs.) 15 ccm, Formollösung (40 %) 6 ccm, Eisessig 2 ccm, Aqua dest. 30 ccm. Nach Abkühlen auf Zimmertemperatur blieben die Objekte 24 Stunden im Fixierungsgemisch, zu dessen besserem Eindringen die Puppen an Kopf- und Hinterende geöffnet wurden, dann Auswaschen in Alkohol 70 % und Entwässern. Färben der Schnitte mit Hämatoxylin-Ehrlich und Eosin.

Vor der statistischen Bearbeitung des Materials wurden 9 genügend große Kollektive graphisch auf Normalverteilung geprüft (WEBER 1967), sie war eindeutig und darf bei allen Kollektiven angenommen werden. Als Sicherheitswahrscheinlichkeit wurde 0,05 angenommen. Waren die Streuungen nachweisbar nur unwesentlich verschieden (LINDER 1960), dann erfolgte die Sicherung der Unterschiede vermittels t-Test (PÄTAU 1943), sonst gelangte der Wilcoxon-2-Stichproben-Test (einseitig) in Anwendung (PFANZAGL 1968) (W-Test). Klassen wurden vermittels  $\chi^2$ -Test auf Gleichheit von Wahrscheinlichkeiten für die 2×3-Felder-Kontingenz-Tafel verglichen (PFANZAGL 1968). Zur statistischen Bearbeitung der Schuppengrößen konnten bei gegebenen Mittelwerten und den Maximal- und Minimalwerten infolge umfangreicher Stichproben die Tafeln von PEARSON und HARTLEY (1966) verwendet werden.

### 3. Falter

#### 3.1 Faltergröße

Ein unmittelbarer Vergleich der Größe der Falter der gen. vern. und der gen. aest. mitteleuropäischer Populationen ist nicht statthaft, weil im Frühjahr je nach den Bedingungen des Vorjahres Nachkommen der gen. vern. und der gen. aest. zusammen fliegen können, wobei die letzteren infolge der im Spätsommer meist ungünstigen Entwicklungsbedingungen für die Raupen erheblich kleiner sind. Eine Trennung dieser beiden Komponenten läßt sich statistisch durchführen (WOHLFAHRT 1956).

Obleich die Feststellung trivial ist, daß sich Falter aus schlecht ernährten Raupen zu kümmerformen entwickeln, sei sie durch folgendes Zuchtergebnis belegt. 1950 wurde mit 101 aus der Umgebung von Regensburg stammenden Segelfalterraupen derselben Sendung (5. Stadium) 2 Versuche durchgeführt. 70 Raupen wurden unter Streßbedingungen gehalten (sehr hohe Tagestemperaturen, rasch welkendes Futter, große Temperaturunterschiede zwischen Tag und Nacht, kurze Tage, alles in unregelmäßiger Folge), 31 Raupen standen im Zuchtkasten vor dem Fenster bei sommerlicher Temperatur und gutem Futter (Kontrolltiere). Segelfalterraupen vertragen Posttransport schlecht, deshalb war zu erwarten, daß die Sterblichkeitsrate insgesamt verhältnismäßig hoch sein würde. Während im allgemeinen Raupen im 5. Stadium unter guten Bedingungen immer Puppen und Falter liefern, schlüpfen von den Kontrolltieren nur 24 Falter (12 ♂♂, 12 ♀♀), also 77% des Ausgangsmaterials. Diese 77% können folglich als 100% gesetzt und die Anzahl der Streßfalter damit verglichen werden. Von diesen schlüpfen 35% (12 ♂♂  $\cong$  22% und 7 ♀♀  $\cong$  13%), also weniger als die Hälfte der Kontrolltiere.  $\bar{f}$  der 12 Streß-♂♂ betrug 64,  $\bar{f}$  der 9 verwendbaren Kontroll-♂♂ 72. Die Streßfalter sind also auch im Versuch entsprechend der auf Grund von Freilandmaterial sich ergebenden Folgerungen (WOHLFAHRT 1956) an Anzahl geringer und außerdem kleiner, als normale Frühjahrsfalter, und zwar besteht der Größenunterschied mit 99,5% Sicherheit (W-Test).

Für einen Vergleich der mitteleuropäischen Generationen kommen zunächst nur die kleinwüchsigen Nachkommen der gen. aest. in Betracht, weil sie bei Bivoltinismus die tatsächliche 1. Generation im Folgejahr darstellen. Nun bildet der Segelfalter in Mitteleuropa nur ausnahmsweise eine 2. Generation, deren Falter gegenüber den Frühjahrsfaltern meist in geringerer Anzahl auftreten. Ihre Nachkommen werden deshalb verhältnismäßig selten sein. Diese auf Grund der Untersuchung von 1956 zum Größenvergleich zunächst verwendeten kleinen Frühjahrsfalter aus Gamburg gehören mit 99,5% Sicherheit (W-Test) einem anderen Kollektiv als die übrigen Frühjahrsfalter der Population an und können als Nachkommen der gen. aest. des Vorjahres angesprochen werden. Der Berechnung liegen aus 3 Jahrgängen insgesamt 68 Falter zu Grunde: 17 wahrscheinliche Nachkommen der gen. aest. ( $\bar{f} = 66,3$ ;  $\log S = \pm 0,0277$ ;  $\log m = 0,0067$ ) und 51 wahrscheinliche Nachkommen der gen. vern. ( $\bar{f} = 76,7$ ;  $\log S = \pm 0,0196$ ;  $\log m = 0,0027$ ). Vergleicht man nunmehr die mittlere Größe der zuerst genannten 17 Frühjahrsfalter ( $\bar{f} = 66,3$ ) mit der mittleren Größe von zusammen 31 Sommerfaltern aus 4 Jahrgängen ( $\bar{f} = 81,0$ ;  $\log S = \pm 0,0122$ ;  $\log m = 0,0022$ ), so zeigt sich, daß diese beiden Kollektive mit 99,5% Sicherheit (W-Test) verschieden große Falter aufweisen, und zwar sind die Sommerfalter wesentlich größer.

Es fragt sich, inwieweit dieser Befund verallgemeinert werden darf, denn in Südeuropa ist der Segelfalter immer zweibrütig. Die gen. aest. fliegt meist noch häufiger, als die gen. vern., und ihre Nachkommen finden so gute Entwicklungsbedin-

gungen vor, daß diese als gen. vern. des nächsten Jahres normale Größe erreichen, also den einbrütigen Faltern Mitteleuropas entsprechen (Kollektiv Frühjahrsfalter = Nachkommen der gen. vern. des Vorjahres). Deshalb erscheint es für einen stichhaltigen Größenvergleich der mitteleuropäischen Generationen geboten, alle diejenigen Frühjahrsfalter wegzulassen, von denen sich die Abkunft von der gen. aest. des Vorjahres zwanglos wahrscheinlich machen läßt, und nur die durch die Außenfaktoren bedingt einbrütig auftretenden Frühjahrsstiere zu verwenden. Der Vergleich dieser Frühjahrs- mit der (fakultativen) Sommergeneration bringt folgendes Ergebnis:  $\bar{f}_{vern} = 76,7$  ( $n = 51$ ),  $\bar{f}_{aest} = 81,0$  ( $n = 31$ ); die Sommerfalter sind also auch in diesem Fall größer, auch hier besteht der Unterschied mit 99,5 % Sicherheit (W-Test). Ebenso verhalten sich alle anderen in Tab. 1 genannten europäischen Populationen ( $n$  insgesamt 234):  $\bar{f}_{vern} = 79,3$  und  $\bar{f}_{aest} = 83,9$ ; die Unterschiede sind innerhalb jeder Population gut gesichert (t-Test). Südliche Segelfalter sind an sich größer, wodurch im Mittel höhere Werte auftreten.

### 3.2 Flügelproportionen

#### 3.2.1 Vorderflügel

Wird die planimetrisch ermittelte Größe der Vorderflügelflächen  $F$  über entsprechenden zu Klassen zusammengefaßt und jeweils angenähert gleichen Flugspannen  $f$  abgetragen, so ergibt sich in Bestätigung der Ergebnisse über die Größe ein

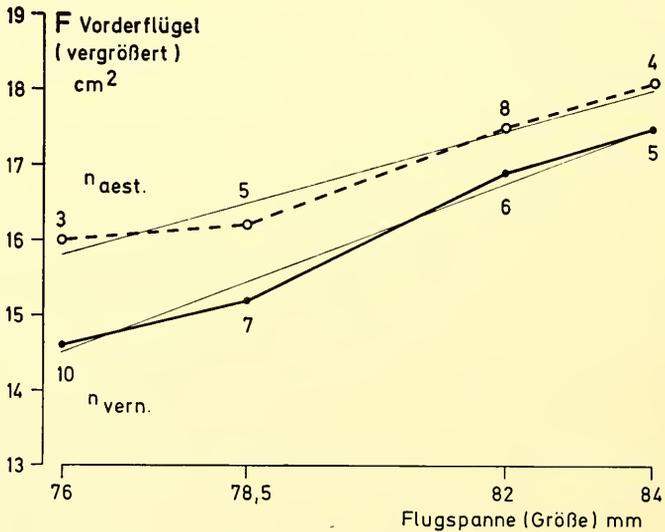


Abb. 4: *I. podalivius* ♂♂, Vorderflügelgröße als Funktion der Flugspanne.  
 Dicke Linie: gen. vern.  
 Unterbrochene Linie: gen. aest.

Fig. 4 Area of the fore-wing as a function of the natural wing-span.  
 solid line: spring generation  
 dotted line: summer generation

deutlicher Unterschied zwischen den Generationen:  $F_{aest} > F_{vern}$  (Abb. 4). Weil jedoch in beiden Generationen je Klasse etwa gleiche Flugspannen vorliegen, so ist anzunehmen, daß der Größenunterschied nicht durch Vergrößerung einer gegebenen gleichbleibenden Form, sondern durch unterschiedliche Flügelformen der Generationen hervorgerufen wird. Trägt man die relative Spannweite RSp ebenso über den Klassen von  $f$  ab, so zeigt sich, daß zwar die Werte für die gen. aest. unterhalb von denen der gen. vern. liegen, wie es nach den bisher gemachten Feststellungen zu fordern ist, daß die Unterschiede dagegen zwischen den Generationen erheb-

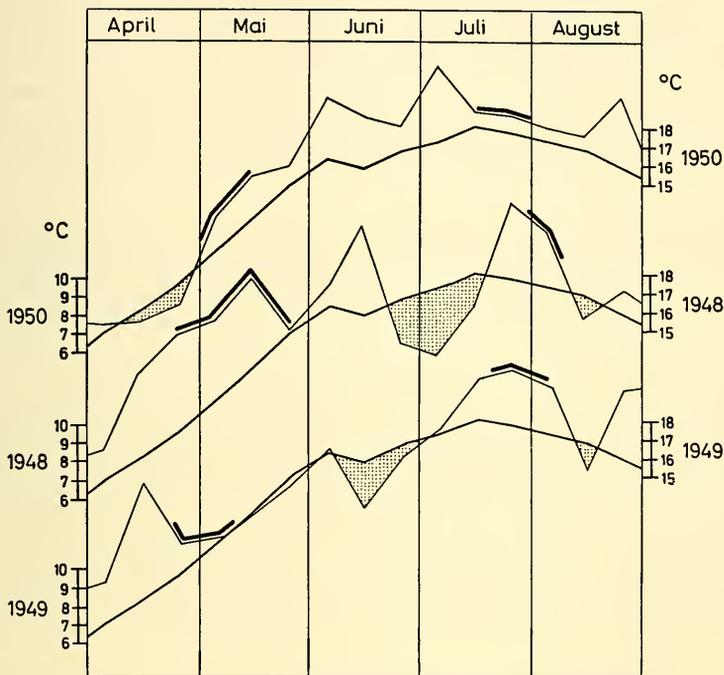


Abb. 5: Temperaturverlauf April bis August in Dekadenwerten der Jahre 1950 (heißer Sommer), 1948 (Kälteeinbruch Ende Juni bis Mitte Juli), 1949 (gemäßigter Sommer). Messungen der Wetterwarte Würzburg.

Werte über dem langjährigen Durchschnitt hell, unter dem langjährigen Durchschnitt punktiert.

Dicke Linien über dem Temperaturverlauf: Flugzeiten der Segelfalter (Gambach) gen. vern. (April, Mai) und gen. aest. (Juli, August).

Fig. 5 Local temperatures on the base of official decadal registrations (courtesy Wetterwarte, Würzburg) from April through August in the years 1950 (hot summer), 1948 (relative low temperatures from the end of June to the middle of July), and 1949 (temperate summer).

light areas: values above the long term medium

dotted areas: values below the long term medium

solid line on top of the graph: periods during which swallowtail adults have been observed in Gambach: April and May (spring generation), July and August (summer generation).

lich streuen. Ein solcher Befund kann nicht verwundern, denn die RSp sagt nur etwas aus über die Flügelform als solche. Sie wird in ihrer Trennschärfe eingeschränkt, wenn die Flügelformen beider Generationen über einen bestimmten Umfang hinaus variieren.

Um die für die Größe von F verantwortlichen Unterschiede in der Flügelform genauer zu erfassen, wurden Höhe und Breite in % der Vorderrandlänge ausgedrückt. Als Material dienten Stichproben aus der gen. vern. ( $n = 11$ ) und aest. ( $n = 11$ ), bei denen die Größe der Vorderflügelflächen statistisch gesichert verschieden war ( $t$ -Test,  $p \approx 0,0035$ ). Berechnungen ergaben signifikante Unterschiede weder für die RSp (W-Test), noch für die relative Vorderflügelbreite (RVb) ( $t$ -Test), noch für die mittlere RVb ( $\overline{RVb}$ ) ( $t$ -Test), dagegen erwiesen sich die relativen Vorderflügelhöhen (RVh) der gen. vern. ( $\overline{M} = 72,9\%$ ;  $S = \pm 1,75$ ;  $m = 0,53$ ) und der gen. aest. ( $\overline{M} = 76,3\%$ ;  $S = \pm 2,75$ ;  $m = 0,83$ ) als gut gesichert verschieden ( $t$ -Test,  $p \approx 0,002$ ). Die Falter der gen. aest. haben also tatsächlich „höhere“ Vorderflügel, wodurch die frühere Beobachtung bestätigt wird, daß beim gespannten Falter steilerer Anstieg des Vorderrandes meist eine größere Flügelfläche anzeigt (Abb. 1, 6).

Während die gen. vern. infolge nach der Diapause im Frühjahr meist ähnlicher Entwicklungsbedingungen in sich verhältnismäßig einheitlich bleibt, erweist sich die gen. aest. als auffallend modifikabel. 1948 sanken die Tagestemperaturen ab dem letzten Drittel des Juni bis zum Ende der ersten Julihälfte weit unter den langjährigen Durchschnitt (Abb. 5). Trotzdem entstand infolge des überdurchschnittlich warmen Mai bis Junianfanges eine gen. aest., die etwas später erschien und deren Falter der gen. vern. zuneigen. Die RVh von 6 ♂♂ ( $\overline{M} = 73,5$ ;  $S = \pm 1,11$ ;  $m = 0,45$ ) ist mit 97,5 % Sicherheit (W-Test) von derjenigen der normalen Sommerfalter verschieden und entspricht der gen. vern. ( $t$ -Test,  $p \approx 0,46$ ). In einem Versuch mit stärkerer Abkühlung kurz nach der Verpuppung (Tab. 2, Bedingungen a) nahm die RVh noch weiter ab. Sie betrug nunmehr 71,8 % ( $S = \pm 1,12$ ;  $m = 0,56$ ;  $n = 4$ ) und unterschied sich von dem vorigen Wert wiederum eindeutig ( $t$ -Test,  $p \approx 0,047$ ). Somit hat Abkühlung der Sommerpuppen und wohl auch bereits der Vorpuppen (vgl. Abschnitt über die Proportionen der Hinterflügel) je mehr, desto flachere Vorderflügel zur Folge.

### 3.2.2 Hinterflügel

Bei der gegebenen Korrelation zwischen Vorder- und Hinterflügeln ( $r = 0,94$ ) ist mit der Vergrößerung der Fläche der Vorderflügel der gen. aest. auch eine solche ihrer Hinterflügel zu erwarten. Die Hinterflügelgröße in % von  $f$  ergibt in Stichproben von je 11 Faltern, die wegen den Besonderheiten der Vermessung nach der Güte der Präparation der Hinterflügel ausgesucht waren, keinen signifikanten Unterschied zwischen den Generationen ( $t$ -Test,  $p \approx 0,62$ ), dagegen weist die Hinterflügelbreite in % der Breite des Vorderflügels einen erheblichen Unterschied zugunsten der gen. aest. auf ( $t$ -Test,  $p < 0,0002$ ). Die Hinterflügelbreite in % der Länge (relative Hinterflügelbreite RHb) ergibt ebenfalls einen signifikanten Wert für aest.  $>$  vern. ( $t$ -Test,  $p < 0,0002$ ). Außerdem wurde die Hinterflügelbreite in % von  $f$  berechnet, und auch hier ergab sich ein signifikanter Unterschied in demselben Sinn. Deshalb läßt sich mit Sicherheit sagen, daß auch die Hinterflügel der gen. aest. gegenüber denen der gen. vern. eine größere Fläche aufweisen, welche auf ihrer größeren Breite beruht (Abb. 6).

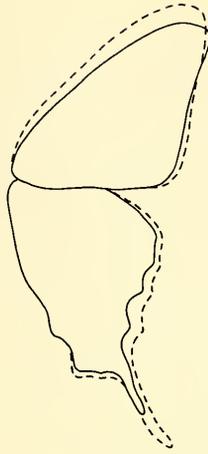


Abb. 6: *I. podalirius* ♂♂, Flügelform der gen. vern. (ausgezogene Kontur) und der gen. aest. (unterbrochene Kontur).

Fig. 6 Wing forms of *I. podalirius* ♂♂.

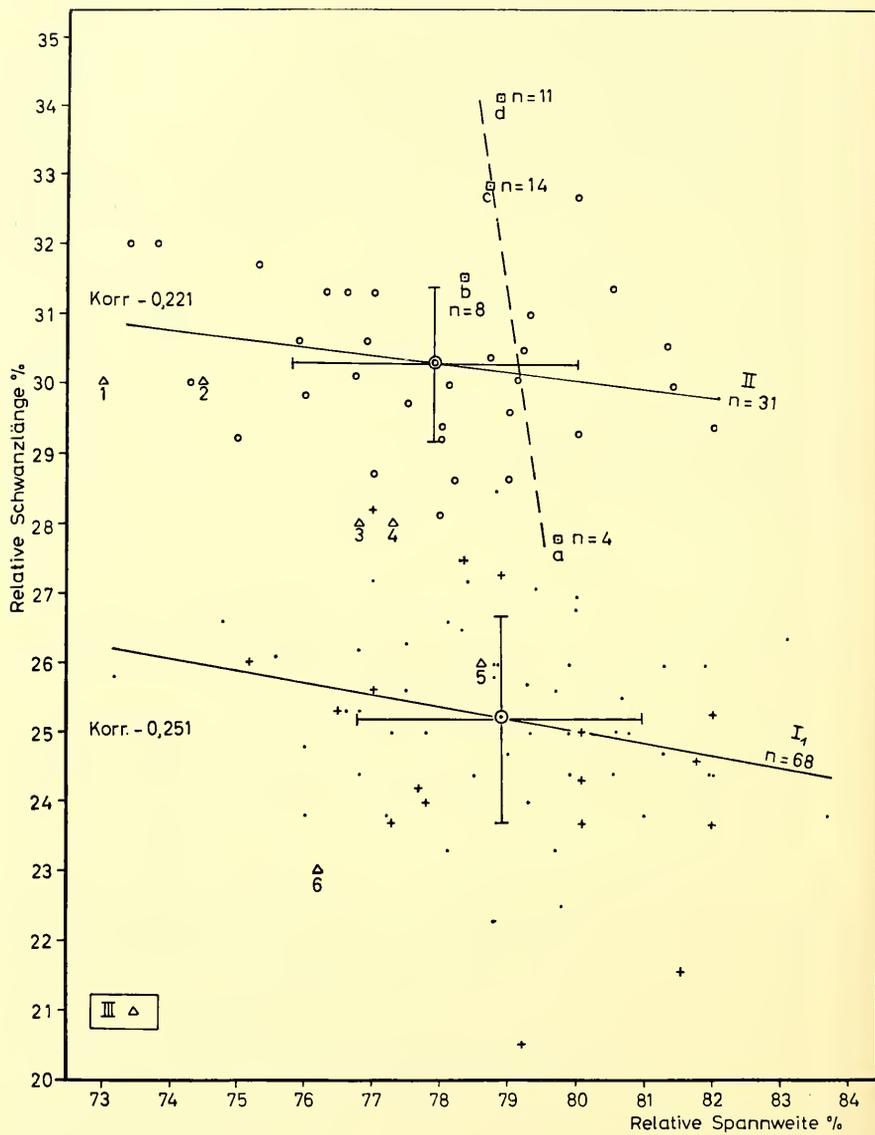
solid line: spring generation dotted line: summer generation

Tabelle 2: *I. podalirius* (L.). Einfluß der Temperatur auf die Länge der Schwänze.

Daten der Freiland- und Versuchsfalter.

The influence of temperature on the length of the wing-tails in natural and experimental environments.

Gen.	Bedingungen	n ♂♂	Relative Schwanzlänge (RSI) %		
			$\bar{M}$	S	m
I <sub>1</sub>	vern. Freiland 1947+49+54	68	25,2 ± 1,5		0,18
I <sub>2</sub>	Gezogene verfrühte Falter (e. p. Juli bis Oktober)	12	26,4 ± 2,0		0,58
II	aest. Freiland 1947+49+50+53	31	30,3 ± 1,1		0,20
III	Freiland 1948: Ende Juni bis Mitte Juli kühl (vergl. Abb. 5)	6	27,5 ± 2,7		1,09
a	Raupen im Zimmer, mittl. Temperatur 21,6° C, 3—8 h nach Verpuppung 6 d 6° C, Zimmertemperatur bis e. p.	4	27,7 ± 1,5		0,75
b	Raupen wie a, 1—10 h nach Verpuppung 31° C bis e. p.	8	31,5 ± 1,4		0,51
c	Raupen Dauerlicht, Puppen Dauerdunkel, beide 31° C	14	32,7 ± 1,2		0,31
d	Raupen Langtag 18 : 6 (Licht 16—10h), Puppen Dauerdunkel, beide 31° C	11	34,1 ± 1,8		0,55



Die Generationsunterschiede in der Form der Hinterflügel werden beim Vergleich der Schwänze besonders deutlich, und zwar wird hier zweckmäßig die relative Schwanzlänge (RSl) als Funktion der RSp dargestellt (Abb. 7). Die Werte beider Generationen sind in dem Sinn schwach negativ korreliert, daß der geringeren RSp die größere RSl zugeordnet ist, oder, je steiler die Vorderflügel ansteigen, desto länger sind im Verhältnis die Schwänze an den Hinterflügeln. Die Generationen unterscheiden sich dabei erheblich, die Schwänze der gen. aest. sind länger, als die der gen. vern. (Tab. 2, I<sub>1</sub>, II). Der Unterschied ist sehr gut gesichert (t-Test,  $p \approx 0,0002$ ). Innerhalb der Frühjahrstiere liegen die Werte für die Nachkommen der gen. vern. und der gen. aest. des Vorjahres zufällig verteilt. Der kühle Frühsommer 1948 (Abb. 5) wirkte sich im selben Sinn, wie bei der Höhe der Vorderflügel, auch auf die Schwanzlängen aus. Sie sind bei den erbeuteten 6 Faltern wesentlich kürzer, als diejenigen normaler Sommerfalter, und liegen bei starker Streuung zum größeren Teil so eindeutig in der Variationsbreite der gen. vern., daß sich statistisch kein Unterschied nachweisen läßt (W-Test) (Abb. 7, Tab. 2, III), jedoch sind sie von der normalen gen. aest. ( $n = 31$  aus zusammen 4 wärmeren Jahrgängen) mit 97,5 % Sicherheit verschieden (W-Test). Die Abkühlung der spinnreifen Raupen und der Puppen brachte also die RSl-aest. in den Bereich der RSl-vern. Dieser Befund konnte durch Versuche bestätigt werden, die teils zu einer ersten Orientierung über die sensiblen Perioden der Falterzeichnung angesetzt worden waren, teils über das Schlüpfen unter verschiedenen Bedingungen Auskunft geben sollten (Tab. 2, a bis d). Die RSl zeigt die Tendenz der Freilandfalter, in der gen. aest. bei niedrigeren Temperaturen kürzere und bei höheren längere Schwänze auszubilden (Tab. 2, III und a, II und b). Zugleich wird ersichtlich, daß auch diejenige Temperatur von Bedeutung ist, die auf die Raupen und Vorpuppen einwirkt, denn die RSl ist am größten, wenn schon die Raupen warm gehalten worden waren (Tab. 2, c, d). Die Werte für die RSl der gezogenen Falter sind zwischen allen Kollektiven gesichert verschieden (t-Test  $a-b p \approx 0,001$ ;  $b-c p \approx 0,045$ ;  $c-d p \approx 0,020$ ).

Die Schwanzlänge spricht sehr fein auf die Entwicklungsbedingungen an. Abkühlen der jungen Puppe verkürzt die RSl (Tab. 2, a), erhöhte Temperaturen führen zu überdurchschnittlichen RSl-Werten (Tab. 2, b). Besonders interessant sind die Er-

Abb. 7: *I. podalirius* ♂♂, Relative Schwanzlänge als Funktion der Relativen Spannweite.

- u. + gen. vern. (+ Nachkommen der gen. aest. des Vorjahres) (I<sub>1</sub>)
- gen. aest. (II)
- △ gen. aest. 1948 (III),  $n = 6$
- (a—d)  $\bar{M}$  der gezogenen Falter (unterbrochene Linie: Regression)  
(Daten zu I<sub>1</sub>, II, III und a—d siehe Tab. 2).

Fig. 7 Length of the wing tails relative to the opening capacity of the wings.

- and + spring generation (+: offspring from the summer generation of the previous year = I<sub>1</sub>)
- summer generation (total) (II)
- △ summer generation in 1948,  $n = 6$  (III)
- (a—d)  $\bar{M}$  = mean values from butterflies reared in the lab; the broken line indicates regression.  
(for I<sub>1</sub>, II, III, and a—d see Tab. 2)

gebnisse der Zuchten unter genau definierten Bedingungen (Tab. 2, c, d). Trotz gleicher Temperaturen ergaben die in Dauerlicht gehaltenen Raupen Falter mit etwas kleinerer RSI, was mit an Sicherheit grenzender Wahrscheinlichkeit auf das widernatürliche Fehlen der periodischen nächtlichen Dunkelheit zurückzuführen ist, das die Entwicklung störend beeinflusst hat (Tab. 2, c), während die Inversion des Langtages (Tab. 2, d) mit Licht von 16—10 Uhr die Entwicklung nicht gestört hat, so daß wohl mit unter dem Einfluß der Wärme schon auf die Raupen extrem hohe Werte der RSI zustande kamen. Von hier aus wird die starke Streuung der RSI der Sommerfalter von 1948 verständlich: Falter 1 und 2 liegen im Bereich der normalen gen. aest., 3 und 4 an der Grenze der Werte aest. und vern., 5 und 6 im Streubereich der gen. vern. (Abb. 7). Weil der Temperaturverlauf an der Wetterwarte Würzburg (Abb. 5) auf das Ganze gesehen sicher demjenigen der Gambacher Hänge entspricht, so deuten die Verschiedenheiten auf Temperatureinflüsse der individuellen Standorte hin, wodurch die Falter entsprechend modifiziert wurden.

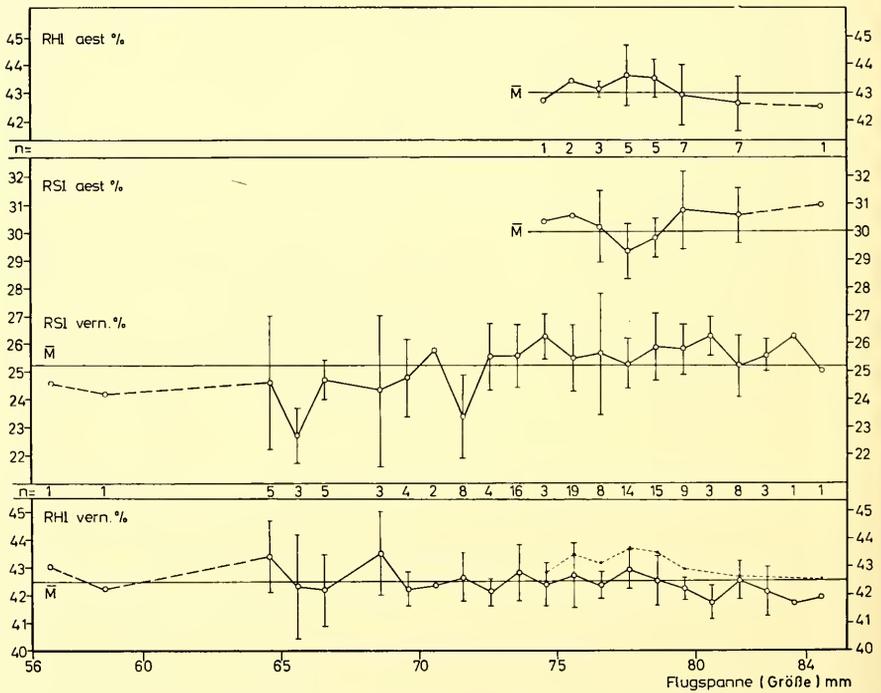


Abb. 8: *I. podalirius* ♂♂, gen. vern. und gen. aest., Relative Hinterflügelänge (RHI) und Relative Schwanzlänge (RSI) als Funktionen der Flugspanne.  
Punktierte Kurve über RHI (spring generation): RHI (summer generation).

Fig. 8 *I. podalirius*-♂♂ from spring- and summer generations: Relative lengths of the hind-wings (RHI) and of the wing tails (RSI) as functions of the natural wing span. Dotted curve on top of RHI (spring generation): RHI (summer generation).

Unter bestimmten Voraussetzungen schlüpfen Diapausepuppen schon verfrüht im Sommer bis Herbst (WOHLFAHRT 1957), was zu Faltern führt, die irrtümlich als 3. Generation angesehen werden. Von ihnen wurden 12 in der Zucht aufgetretene ♂♂ vermessen. Flugspanne, RSp und RVh sind von den Freilandfaltern der gen. vern. statistisch nicht verschieden, dagegen erweist sich auch hier die RSl als empfindlicher Indikator für die Entwicklungsbedingungen. Sie ist gut gesichert größer, als die der Freilandfalter (t-Test,  $p \approx 0,016$ ) (Tab. 2, I<sub>2</sub>), nachdem die Entwicklung im Gegensatz zur gen. vern. im Hochsommer stattfand.

Wird die RSl zu f in Beziehung gesetzt, dann steigen ihre Werte mit zunehmender Faltergröße unabhängig vom Generationsunterschied langsam an: größere Falter haben im Verhältnis längere Schwänze, als kleinere (Abb. 8). Dieser Befund wird aufschlußreich, wenn man zum Vergleich die Hinterflügelgröße in % von f

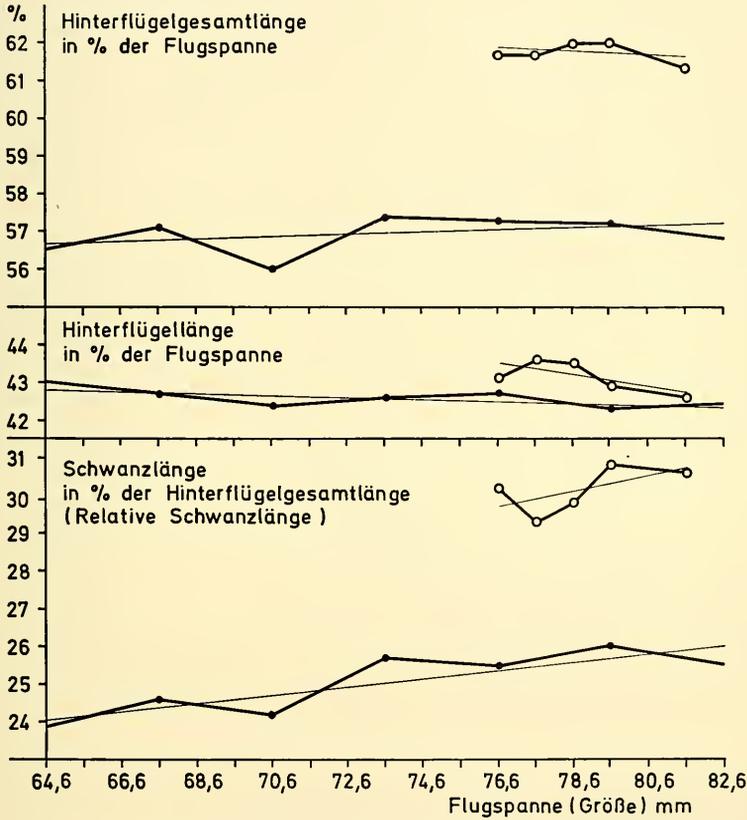


Abb. 9: *I. podalirius* ♂♂, Übersicht der Hinterflügelwerte als Funktionen der Flugspanne. Punkte: gen. vern.; n = 133 (je Klasse n ≥ 8), Kreise: gen. aest.; n = 27 (je Klasse n ≥ 3).

Fig. 9 Values of male hind-wings as functions of the natural wing span. full circles spring generation; n = 133 (each class n ≥ 8) open circles summer generation; n = 27 (each class n ≥ 3)

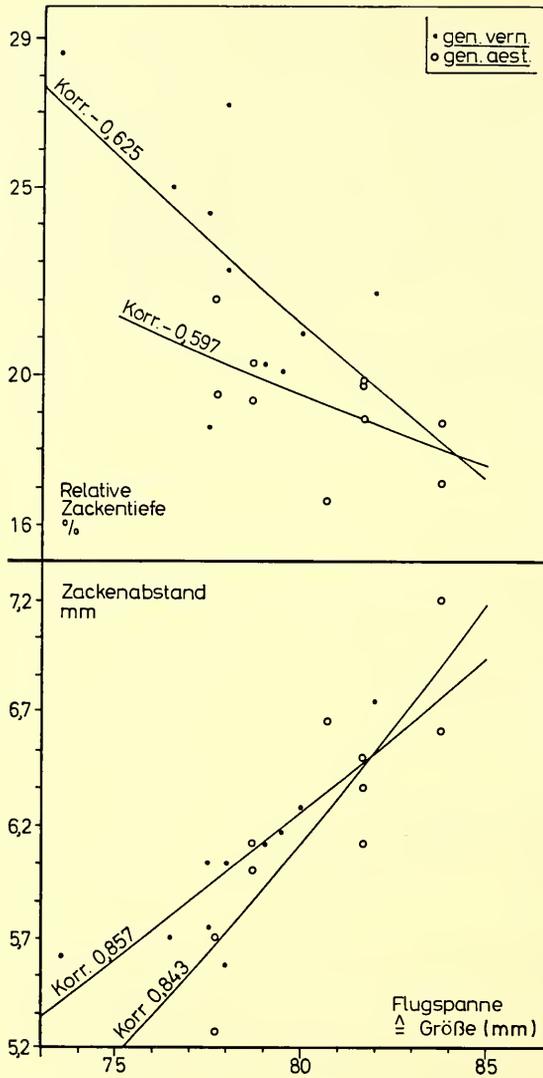


Abb. 10: *I. podalirius* ♂♂, Zackenabstand und Relative Zacketiefe zwischen  $Media_1$  und  $Media_2$  des Hinterflügels als Funktion der Flugspanne ( $\hat{=}$  Größe). Punkte und dünne Linie: gen. vern. ( $n = 10$ ), Kreise und dicke Linie: gen. aest. ( $n = 10$ ).

Fig. 10 *I. podalirius*-♂♂ from Gambach: Distances between the single indentations and the relative height of the indentations between  $Media_1$  and  $Media_2$  on the hind-wings as functions of the natural wing span ( $\hat{=}$  total wing size) dotted and smooth line: spring generation ( $n = 10$ ) open circles and solid line: summer generation ( $n = 10$ )

(Relative Hinterflügelänge RHI) zuzieht. Dabei zeigt sich, daß die Sommerfalter ein wenig längere Hinterflügel haben, obwohl statistisch kein signifikanter Unterschied besteht, außerdem verlaufen die Kurven meist gegensinnig: die RHI nimmt mit zunehmender Faltergröße ab. Der gegensinnige Verlauf drückt sich jedoch auch in den Zacken der Kurve aus: fast jeder Stichprobe mit größerer RSI entspricht eine geringere RHI (Abb. 8), beziehungsweise Falter mit längeren Hinterflügeln haben unabhängig von der Jahreszeit kürzere Schwänze. Daraus folgt, daß die Länge der Hinterflügel einschließlich Schwänze (Hinterflügelgesamtlänge) bezogen auf  $f$  unabhängig von der Faltergröße in jeder Generation im Verhältnis wenig verschieden ist (Abb. 9). Die RHI fällt bei der gen. aest. dagegen schneller ab, als bei der gen. vern.: größere Sommerfalter haben verhältnismäßig kürzere Hinterflügel, als Frühjahrsfalter. Die Schwanzlänge steigt mit der Faltergröße in beiden Generationen in bezug auf die Hinterflügelgesamtlänge an (Abb. 9).

Von Bedeutung für die Proportionen der Hinterflügel erweisen sich auch die Zacken am Flügelrand (Abb. 10). Wenn die Hinterflügel größerer Falter proportional größer sind, so muß auch der Abstand der Adern am Flügelrand unabhängig von der Generation entsprechend größer sein. Der Abstand zwischen den Adern  $Media_1$  und  $Media_2$  wächst tatsächlich mit  $f \triangleq$  Größe. Die Punkte für vern. und aest. liegen bei Korrelationen von 0,857 und 0,843 fast gleich. Die Regressionskurven liegen in folgedessen so dicht beieinander, daß sie in Betracht der geringen Krümmung als eine gemeinsame Gerade approximiert werden könnten (Abb. 10, unten). Trägt man dagegen die relative Zackentiefe über  $f \triangleq$  Größe auf, so ergeben sich zunächst negative Korrelationen, die stärker voneinander abweichen (vern.  $-0,625$ , aest.  $-0,597$ ), außerdem besteht ein Generationsunterschied insofern, als die Regressionen bei kleinem  $f$  voneinander entfernt beginnen, sich nähern und sich bei sehr großem  $f$  schneiden (Abb. 10, oben). Das bedeutet, daß kleine vern.-Falter im Verhältnis tiefere Zacken haben, als kleine aest.-Falter, daß sich die Zackentiefe jedoch mit steigender Faltergröße nähert und schließlich bei extrem großen Individuen gleich wird.

### 3.3 Färbung und Zeichnung

#### 3.3.1 Abdomen

Der Unterschied zwischen den Generationen wurde erstmalig von ZELLER (1847) in der Urbeschreibung der gen. aest. *zanclaeus* hervorgehoben: Hinterleib fast ganz gelblich, unterseits zwei schwarze Linien („abdomine flavido fere toto, subtus nigrobilineatus“, zitiert nach LEMPKE, 1932—1933). Grundsätzlich ist dem nichts hinzuzufügen; der Abdomenrücken der gen. vern. ist völlig schwarz, lateral und ventral liegen jederseits schwarze Streifen, bei der gen. aest. sind die Seitenstreifen selten durch einzelne schwarze Schuppen angedeutet, meist fehlen sie vollständig, nur die beiden ventralen Streifen sind erhalten, der Abdomenrücken ist mehr oder weniger aufgehellt.

Die Pigmentierungsverhältnisse des Abdomenrückens der gen. aest. verdienen Beachtung, weil sie in hohem Grade durch Umwelteinflüsse derart modifizierbar sind, wie SCHLOTTKE (1926) für die Schlupfwespe *Habrobracon juglandis* Ashmead gezeigt hat: die dunkle Pigmentierung geht um so mehr zurück, je wärmer die Tiere gehalten werden. Um einen Vergleich der Ausdehnung der gelben Färbung am Abdomenrücken zu ermöglichen, ist es zweckmäßig, den nach Formel (4) prozentual berechneten Schwärzungsgrad von 100 zu subtrahieren, so daß der Grad der Gelbfärbung unmittelbar ausgedrückt wird. Sie beträgt bei der gen. vern. 0% (Abb. 11, 12), bei



Abb. 11: *I. podalirius* ♂♂, Gambach, natürliche Größe.

a gen. vern. (Stirnschopf),

b gen. aest. (warmer Sommer 1947: Falter sehr hell).

Fig. 11 *I. podalirius*-♂♂ from Gambach (1 : 1):

a) individual from a spring generation (as seen from the frontal tuft of hair);

b) individual from a summer generation (extremely light coloured specimen, developed during the hot summer months of 1947).

der gen. aest. in durchschnittlichen Jahren um 77 %, im heißen Sommer 1947 stieg sie auf fast 82 % und nach dem kühlen Frühsommer waren nur 69,7 % festzustellen (Abb. 12, Tab. 3). Die Unterschiede sind gut gesichert: gen. aest. 1949+50+53 (zusammen  $n = 25$ ) gegen 1947 ( $n = 5$ ), t-Test,  $p \approx 0,038$ , ebenso gegen 1948 ( $n = 6$ )  $p \approx 0,00075$ . Die hellsten Abdomina traten in der 31° C-Zucht mit invertiertem Langtag auf (Tab. 2 u. 3). Ihr Gelbwert 90,4 % ist wiederum gut gesichert verschieden von dem der Falter des heißen Sommers 1947 (t-Test,  $p \approx 0,0015$ ). In Tabelle 3 sind die Werte für die Aufhellung nach ansteigender Wärme geordnet.

Bei verfrüht geschlüpften vern.-Faltern sind die Seitenstreifen am Abdomen stets mehr oder weniger deutlich vorhanden und der Rücken ist nur mäßig und vor allem caudal aufgehellt. Bei den vermessenen 11 Faltern ergibt sich ein Aufhellungswert von 13,7 % mit außerordentlich großer Streuung (Tab. 3), die in Betracht des abnormen Charakters der ungehemmten Entwicklung nicht verwundert. Häufig finden sich bei diesen Abdomina eine Reihe heller Schuppen an den hinteren Segmenträndern, wodurch der Eindruck heller intersegmentaler Kerben hervorgerufen wird (Abb. 12). Die Temperatur scheint auf die abdominale Schwärzung der verfrühten vern.-Falter keinen allzu bedeutenden Einfluß zu haben, jedenfalls ergibt sich die Zuordnung zur gen. vern. völlig zwanglos.

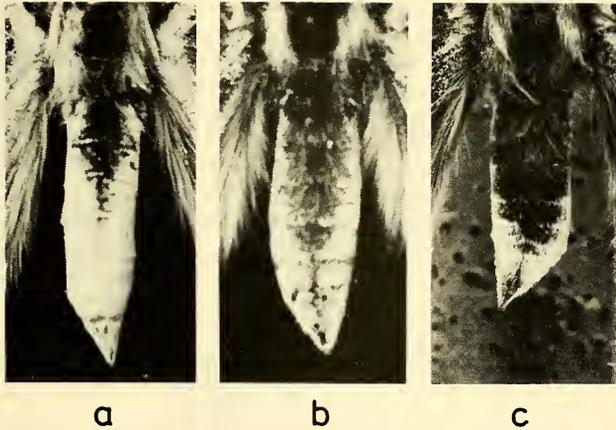


Abb. 12: *I. podalirius* ♂♂, Gambach. Schwärzung des Abdomenrückens unter verschiedenen Bedingungen.

- a gen. aest., warmer Sommer 1947,  
 b gen. aest., kühler Sommer 1948  
 c gen. vern., 30. 9. 1954 verfrüht ep. (Laborzucht).

Fig. 12 *I. podalirius*-♂♂ from Gambach: Dark dorsal abdominal coloration developing under various environmental conditions:

- a) summer generation (hot summer, 1947)  
 b) summer generation (cool summer, 1948)  
 c) spring generation (individual hatched precociously in the lab 30. 9. 54).

Tabelle 3: *I. podalirius* (L.). Gelbfärbung des Abdomens und gelber Bereich der Schwanzspitzen unter verschiedenen Bedingungen.

The influence of various breeding conditions on the yellow coloration of the abdomen and the tailtips.

gen.	Bedingungen	% Gelbfärbung des Abdomens: 100—Schwärzung				Gelb der Schwanzspitzen in % der Schwanzlänge			
		n	$\bar{M}$	S	m	n	$\bar{M}$	S	m
vern.	Gambach 1947+49	28	0,0	—	—	28	17,5	±4,57	0,86
	Zucht: verfrüht e. p.	11	13,7	±9,14	2,76	12	14,2	±4,98	1,44
aest.	Zucht: junge Puppe 6 d 6° C	4	70,5	±5,97	2,99	4	29,7	±3,27	1,64
	Gambach 1948 (kühl), vgl. Abb. 5	6	68,7	±3,29	1,34	6	17,1	±4,92	2,01
	Gambach 1949+50+51 (normal)	25	76,9	±4,87	0,97	25	22,3	±2,49	0,50
	Gambach 1947 (warm)	5	81,6	±3,61	1,90	5	25,8	±5,84	2,61
	Zucht: Raupe Lang- tag 18 : 6 invertiert, Puppe Dauerdunkel, beide 31° C; vergl. Tab. 2, III d	8	90,4	±2,70	0,95	11	23,5	±3,80	1,14

### 3.3.2 Vorderflügel

Grundsätzlich wirken Färbung und Zeichnung der gen. vern. sehr viel satter und intensiver, als bei der gen. aest., worauf im Abschnitt „Schuppen“ ausführlicher eingegangen wird. Wie am Abdomen ist auch auf den Flügeln der gen. vern. die schwarze Pigmentierung ausgeprägter, während die Bestandteile der Zeichnung in beiden Generationen dieselben sind (Abb. 13). Der Einfluß von Umweltfaktoren auf die Ausdehnung der schwarzen Binden scheint in der gen. vern. geringer zu sein, als in der gen. aest., die auf Temperatur im selben Sinn wie das Abdomen recht empfindlich antwortet. So sind die Falter des kühlen Sommers 1948 auch in der Zeichnung der gen. vern. genähert.

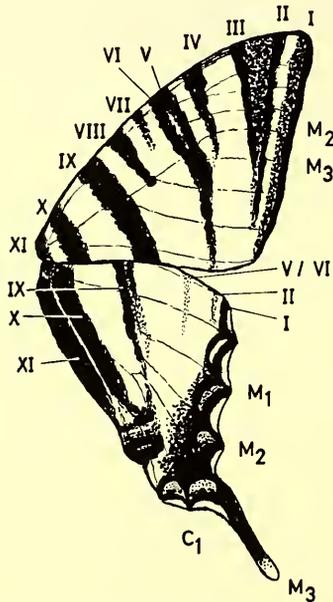


Abb. 13: *I. podalirius*, Schema der Zeichnung auf der Oberseite. Bezeichnung der Binden nach EIMER (1889), der Adern nach COMSTOCK (M Media, C Cubitus). Binde V/VI von der Unterseite durchscheinend.

Fig. 13 Schematic wing pattern of the upper surface. Bands designated after EIMER (1889), veins (M = Media, C = Cubitus) after COMSTOCK. The band V/VI on the lower surface is faintly visible because of the transparency of the wing.

Am Vorderflügel scheint unabhängig von der normalen Variationsbreite der typischen Binden allein die bei *podalirius* mitunter zusätzlich auftretende Binde VII (Abb. 13) in den beiden Generationen verschieden ausgeprägt zu sein, die nach EIMER (1889) die Form *novemlineatus* charakterisiert (WOHLFAHRT 1975). In Andeutungen wird sie häufig gefunden. Sie variiert erheblich von wenigen schwarzen Schuppen am Vorderrand über einen mehr oder minder großen Fleck bis zur Andeutung oder vollen Ausprägung der ganzen Binde (Abb. 14). Entsprechend der Ten-

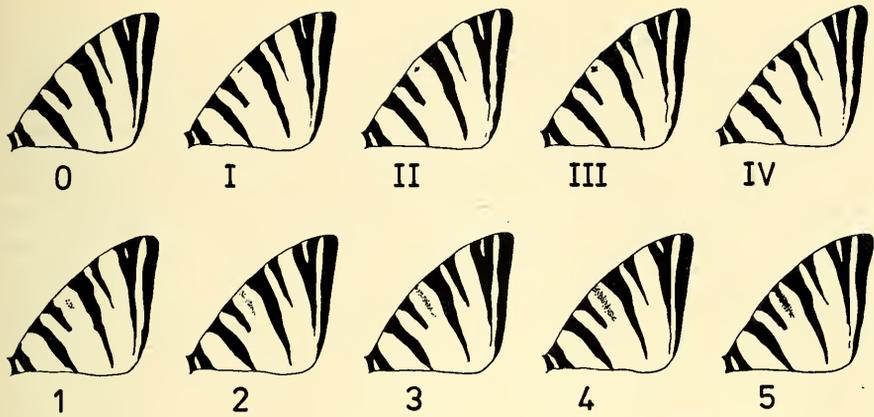


Abb. 14: *I. podalirius*, Klassenteilung der Ausprägung der Vorderflügelbinde VII. Klasse I—IV punktförmig, 1—5 bindenförmig.

Fig. 14 Manifestations of the band no. VII on the fore-wing:  
class I—IV: dots class 1—5: bands

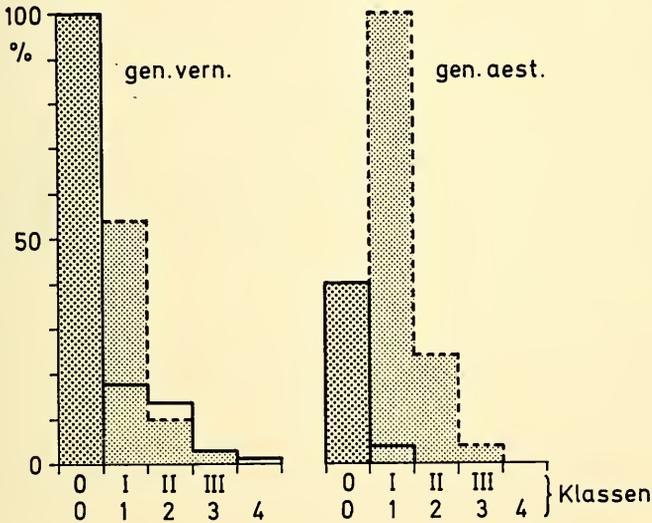


Abb. 15: *I. podalirius* ♂♂, Population Gambach. Ausprägung der Vorderflügelbinde VII. Klassen (Abb. 14) in % der höchsten Klassenwerte.

gen. vern. n = 217 (14 Jahrgänge),

gen. aest. n = 43 (9 Jahrgänge).

Stark punktiert: Klasse 0, punktiert und unterbrochene Linien: punktförmige Ausprägung, dicke Linien: bindenförmige Ausprägung.

Fig. 15 Manifestations of band no. VII on the fore-wing in ♂♂ of a population from Gambach in per cent relative to the highest value in each class.

n = 217 individuals collected in 14 years from spring generations,

n = 43 individuals from summer generations, collected in 9 years.

solid dots: class 0; dots and broken lines: small spots; solid lines: bands

denz der gen. vern. finden wir bei dem vorliegenden Material ( $n = 217$ ) die umfangreichere, bindenförmige Ausprägung häufiger, als bei der gen. aest.: auf 100 Falter ohne kamen 36 mit mehr oder weniger deutlicher Binde VII, gegen nur 10 Falter der gen. aest.; umgekehrt war die fleckförmige Ausbildung bei der gen. aest. ( $n = 43$ ) vor allem andeutungsweise sehr viel häufiger anzutreffen: auf 100 Falter ohne dieses Zeichnungselement errechneten sich in der gen. aest. 320 Falter mit mehr oder weniger deutlicher fleckförmiger Ausprägung gegen nur 66 in der gen. vern. (Abb. 14, 15). Ungeachtet des auf Abb. 15 deutlichen Unterschiedes zwischen den Generationen läßt sich die Variabilität der Binde VII wegen ihrer großen und schwer einsichtigen Streuung zu einer Trennung von Frühjahrs- und Sommerfaltern kaum verwenden, zumal über die Bedingungen, die zu ihrer Entstehung führen, nichts bekannt ist. An sich stärker pigmentierte Populationen neigen eher zu einer kräftigen Ausbildung, sehr wahrscheinlich sind außerdem Umweltfaktoren beteiligt.

### 3.3.3 Hinterflügel

Wie schon die RSI der beiden Generationen verschieden war, so erweisen sich hinsichtlich der Färbung im Zusammenhang mit der geringeren schwarzen Pigmentierung der gen. aest. die Schwanzspitzen als bezeichnendes Unterscheidungsmerkmal: der gelbe Bereich ist um so größer, je günstiger die Entwicklungsbedingungen waren. An der Grenze zum Schwarz befindet sich eine mitunter breite Übergangszone von gelben und schwarzen Schuppen, außerdem sind häufig die Schwänze der beiden Seiten etwas verschieden pigmentiert. Deshalb wurde für die Berechnung die Länge des rein gelben Bereiches beiderseits gemessen und dazu die Gesamtlänge des Bereiches, in dem gelbe Schuppen stehen. Der durchschnittliche gelbe Bereich ( $\Sigma/4$ ) wurde in % der Schwanzlänge ausgedrückt (Relative Gelbfärbung der Schwanzspitzen, RGS). Die RGS betrug bei der gen. vern.  $\bar{M} = 17,5\%$  ( $n = 28$ ;  $S = \pm 4,57$ ;  $m = 0,86$ ) und bei der gen. aest.  $\bar{M} = 22,8\%$  ( $n = 30$ ;  $S = \pm 3,40$ ;  $m = 0,62$ ): der Wert für die gen. aest. ist signifikant höher (t-Test,  $p < 0,0002$ ), wogegen zwischen der gen. vern. und den aest.-Faltern des kühlen Sommers 1948 ( $n = 6$ ;  $\bar{M} = 17,1\%$ ;  $S = \pm 4,92$ ;  $m = 2,01$ ) kein Unterschied besteht (t-Test,  $p \approx 0,85$ ). Entsprechend ist die RGS der normalen Sommerfalter und der gen. aest. 1948 verschieden (t-Test,  $p \approx 0,0015$ ) (Tab. 3). Die auffallend breiten Streuungen deuten abgesehen von einer an sich großen Variabilität nach diesem Befund auch auf einen erheblichen Einfluß von Umweltfaktoren, vor allem der Temperatur. Die RGS ist mit dem Gelbanteil des Abdomens positiv korreliert ( $r = 0,51$ ), doch ist die Bindung locker, weil das Abdomen auf Umwelteinflüsse empfindlicher anspricht.

Die am Innenrand verlaufenden Binden X und XI (Abb. 13) sind bei der gen. vern. nur durch einen dünnen hellen Strich getrennt, während sich bei der gen. aest. ein breites gelbes Feld zwischen beide einschiebt, das im kühlen Sommer 1948 etwas schmaler war. Verfrüht geschlüpfte vern.-Falter bilden Übergänge. Entsprechend der caudalen Stärke dieser beiden Binden ist auch die schwarze Braue über den Augenflecken im Analwinkel mehr oder weniger deutlich.

Bedeutungsvoll ist die Ausbildung der Binde V/VI auf der Unterseite (Abb. 13). Sie wird zweckmäßig nach ihrer Länge in 10 Klassen eingeteilt (Abb. 16). Bei der Population Gambach beträgt der Mittelwert vern.  $\bar{M} = 5,4$  ( $n = 220$ ) und aest.

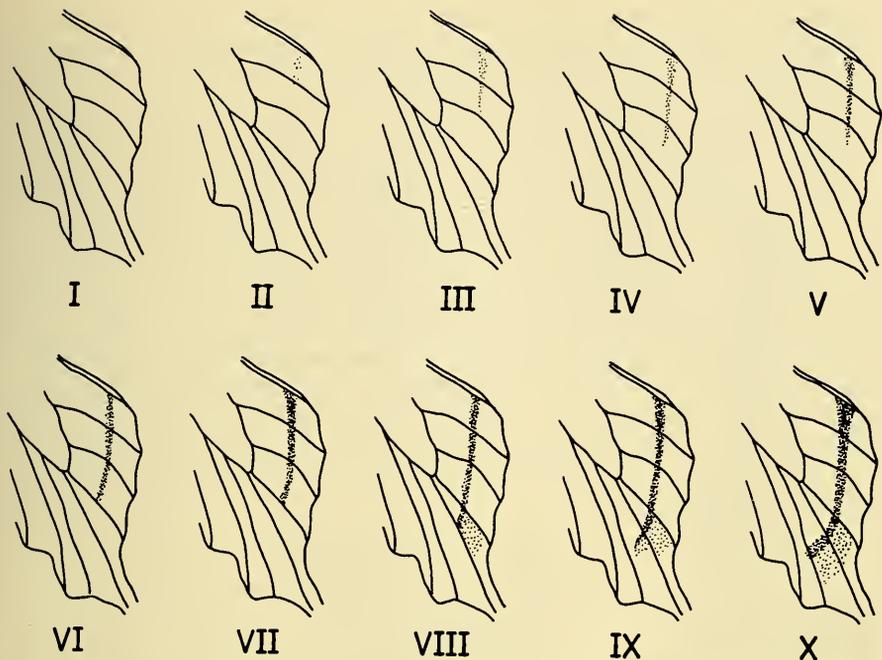


Abb. 16: *I. podalirius*, Klassenteilung der Ausprägung des Merkmals Binde V/VI Unterseite Hinterflügel.

Fig. 16 - *I. podalirius*-♂♂: Lower surface of the hind-wing: Classes of manifestations of band no. V/VI.

$\bar{M} = 3,2$  ( $n = 44$ ). Die Sicherheit des Unterschiedes ist  $> 95\%$  ( $\chi^2$ -Test), die an sich kräftiger gezeichnete gen. vern. hat auch die besser ausgebildete Binde V/VI (Abb. 17).

Oberseits ist die Binde IX mitunter mehr oder weniger deutlich orange geteilt (f. *ornata* Wheeler 1903). Dieses Merkmal (Abb. 13) tritt in der Population Gambach bei der gen. vern. nach den Jahrgängen sehr unregelmäßig bis zu stärkster Ausprägung auf, bei der gen. aest. fehlt es fast immer, so daß auch hier ein deutlicher Generationsunterschied hervortritt (Abb. 18), der eine Sicherung von mindestens  $95\%$  aufweist ( $\chi^2$ -Test)<sup>2</sup>.

<sup>2</sup>) Die f. *ornata* zeigt geographisch eine sehr eigenartige Ausprägung, über die an anderer Stelle ausführlich berichtet wird (WOHLFAHRT 1980).

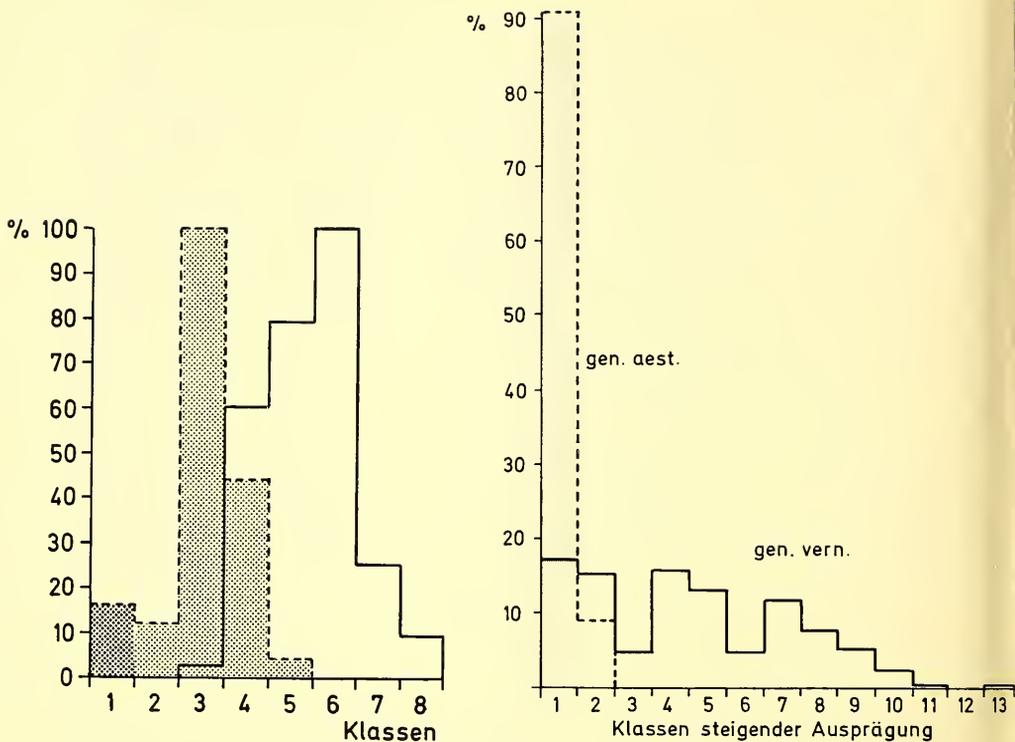


Abb. 17: *I. podalirius* ♂♂, Population Gambach. Ausprägung der Binde V/VI der Unterseite Hinterflügel (Abb. 16) in % der höchsten Klassenwerte.

Ausgezogene Linie: gen. vern. (n = 220),  
 unterbrochene Linie: gen. aest. (n = 44),  
 kräftig punktiert: Klasse 1 (Merkmal fehlt).

Fig. 17 Manifestations of band no. V/VI on the lower surface of hind-wings in ♂♂ of a population from Gambach (Fig. 16) in per cent relative to the highest value in each class.

solid line: spring generation (n = 220)  
 broken line: summer generation (n = 44)  
 solid dots: no manifestation

Abb. 18: *I. podalirius* ♂♂, Population Gambach. Ausprägung der f. *ornata*.

gen. vern. 1949—55, '57, '59 (n = 203),  
 gen. aest. 1947—50, '53 (n = 34).

Klassen jeder Generation in % von n,  
 Klasse 1 (Merkmal fehlt) grau getönt.

Fig. 18 *I. podalirius*-♂♂: Manifestations of the forma *ornata* in populations from Gambach.

Spring generations 1949—55, '57, '59 (n = 203)

summer generations 1947—50, '53 (n = 34)

In each generation the values of n in the classes are relative to the total n %.  
 class 1 (no manifestation) grey.

Nach den Generationen verschieden schien auch die Farbverteilung in der Augenzeichnung am Analwinkel zu sein. Deshalb wurde zunächst die Höhe des Orange-Anteiles (Abb. 19) an je einer Stichprobe ( $n = 16$ ) der gen. vern. und aest. am Innen- und Außenrand vermessen. Der Quotient Außenrand/Innenrand ergab keine Verschiedenheit (W-Test). Dem gegenüber erbrachte an denselben Stichproben das Verhältnis Höhe des Orange-Anteiles zu Höhe des Schwarz-Anteiles (einschließlich des blauen Spiegels) (Abb. 19) einen erheblichen Unterschied (t-Test,  $p \approx 0,0002$ ), folglich sind hier die Proportionen verschieden. Daraufhin wurde an zwei anderen Stichproben (je 10 Falter gen. vern. und gen. aest.) die Höhe des Schwarz- und Orange-Anteiles zusammen in % der Hinterflügelänge berechnet. Auch hier war der Unterschied deutlich (t-Test,  $p \approx 0,002$ ). Ebenso wurde mit dem Schwarz allein verfahren; nun ergab sich ein noch größerer Unterschied (t-Test,  $p < 0,0002$ ), während sich die Werte für Orange allein als statistisch gleich erwiesen (t-Test,  $p \approx 0,42$ ). Die Proportionsverschiedenheit ist folglich durch die Ausdehnung des Schwarz gegeben. Die Sommerfalter haben entgegen ihrer allgemeinen Tendenz zur Reduktion der dunklen Pigmentierung eine größere Augenzeichnung, die vorwiegend auf einer Vergrößerung des schwarzen, blau gekerntes Flecks beruht.

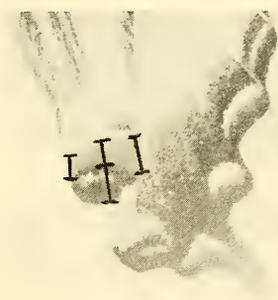


Abb. 19: *I. podalirius* ♂, Meßstrecken am Analauge.

Fig. 19 Eye sections measured of the hind-wing of *I. podalirius*-♂.

### 3.4 Haare und Schuppen

ZELLER's Urbeschreibung der gen. aest. *zanclaeus* (1847) beginnt mit dem Hinweis auf die nur kurz behaarte Stirn („fronte breviter pilosa“, zitiert nach LEMPKE 1932—1933). Damit ist ein bezeichnender Generationsunterschied genannt, denn die Falter der gen. vern. haben einen kräftigen Stirnschopf (Abb. 11), auch die Behaarung ihres Körpers und des Innenrandes der Hinterflügel ist ganz wesentlich stärker. Das Abdomen der gen. aest. trägt fast nur Schuppen.

Weil die Flügelfärbung und -zeichnung durch die Schuppen hervorgerufen wird, schien es im Hinblick auf die unterschiedliche Gesamtfärbung der beiden Generationen angezeigt, den Beschuppungsverhältnissen besondere Beachtung zu schenken. Aus der großen Zahl von Messungen soll ein kleiner Bereich als charakteristisch genauer geschildert werden: oberseits Vorderflügelbinde IV (Abb. 13) an der Ader Media 2 abwärts in Richtung auf Media 3, also schwarze Schuppen. Vermessen wurden an 9 vern.- und 6 aest.-Faltern 233 beziehungsweise 171 Schuppen auf Länge und Breite, sowie Abstand der Schuppen (Schuppenbälge) und der Schuppenreihen (alle Werte

$\mu\text{m}$ ). Für den Vergleich wurden die Werte der aest.-Schuppen nach der Größe der betreffenden Falter (F) auf die Werte der vern.-Schuppen umgerechnet, weil die Schuppengröße von der Faltergröße abhängt. Zur Beurteilung der Schuppenform diente der Längen-Breiten-Index.

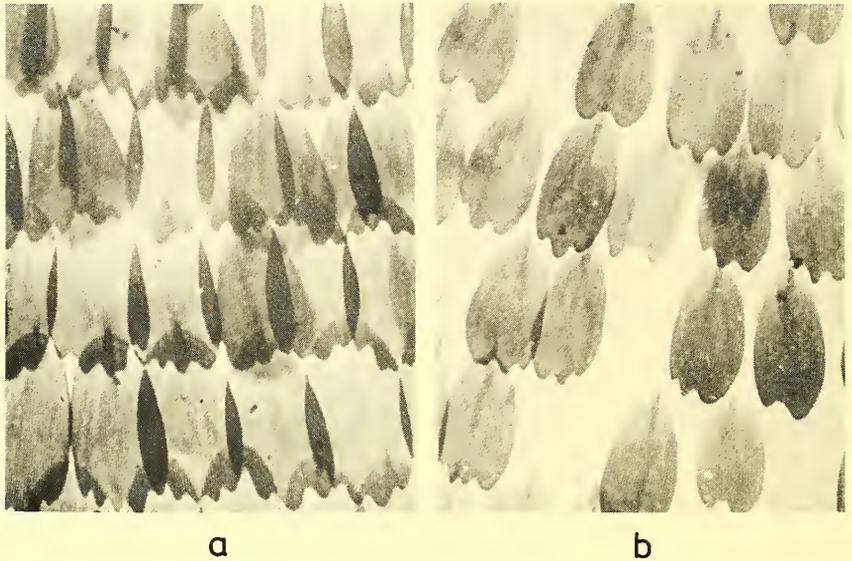


Abb. 20: *I. podalirius* ♂♂, Schuppen der Vorderflügel-Oberseite Binde IV von der Ader  $\text{Media}_2$  abwärts,  $160\times$  vergr.

a gen. vern., b gen. aest.

Fig. 20 *I. podalirius*-♂♂: Scales from band no. VI sampled downward of  $\text{Media}_2$  on the upper surface of the fore-wing ( $160\times$ ). a) spring-, b) summer generation.

Der Vergleich beider Generationen (Abb. 20) ergibt folgendes: Die Form der Schuppen ist angenähert gleich, ihre Größe ist jedoch gut gesichert verschieden ( $t$ -Test,  $p < 0,0002$ ), und zwar sind die Schuppen der gen. aest. ( $\bar{M}$ -Länge und Breite = 130 und  $64,4 \mu\text{m}$ ;  $S = \pm 10,7$  und  $8,0$ ) in der Fläche um den Faktor 0,77 kleiner, als die der gen. vern. ( $\bar{M}$ -Länge und Breite = 149 und  $73 \mu\text{m}$ ;  $S = \pm 12,0$  und  $12,9$ ). Der Abstand der Schuppen auf einer Reihe ist bei der gen. vern. entsprechend der Schuppenbreite größer als bei der gen. aest.; bei dieser ist die gegenseitige Überdeckung der Schuppen geringer. Die Abstände der Reihen sind in beiden Generationen ungefähr gleich, doch ist die Streuung in der gen. aest. größer, folglich sind hier die Reihen unregelmäßiger. Da die Reihen etwa den gleichen Abstand haben, die aest.-Schuppen jedoch kürzer sind, ergibt sich der für die gen. aest. bezeichnende Eindruck einer dünneren Beschuppung, während die stärkere Überdeckung der Schuppen bei den vern.-Faltern den Eindruck einer dichteren Schuppenflur und damit im vorliegenden Fall eine intensivere Schwärzung bewirkt. Die vern.-Schuppen haben mehr Fortsätze, die Fortsätze der aest.-Schuppen weisen eine größere Variabilität auf. Sonst bestehen keine nennenswerten Unterschiede zwischen den beiden Generationen.

Die gelben Schuppen sind allgemein bei gleicher Breite kürzer, als die schwarzen, außerdem ist ihr Reihenabstand etwas größer, so daß die gelbe Grundfarbe der Flügel im Verhältnis zur schwarzen Zeichnung eine dünnere Schuppenflur zeigt. Ober- wie unterseits ist nur eine einzige Schuppenlage vorhanden. Die Beschuppung der gesamten Flügel weicht nur unwesentlich von den geschilderten Verhältnissen ab. Die Menge des Melanins in den schwarzen Schuppen wurde nicht bestimmt.

#### 4. Präimaginalstadien

##### 4.1 Raupen

##### 4.1.1 Färbung und Zeichnung

Die Determiation für die Weiterentwicklung der positiv phototaktischen Raupen (SÜFFERT 1932) erfolgt im 4. und Anfang des 5. Stadiums durch die Tageslänge (vgl. Einleitung). Entsprechend sind die Eier und die grünen jungen Raupenstadien beider Generationen noch völlig gleich. Ungefähr ab der Mitte des 5. Stadiums können an den Raupen nach einem bestimmten Muster rotbraune Flecken auftreten, wobei die ersten und mitunter die einzigen meist dorsal neben der Mittellinie auf dem 4. Segment erscheinen. Die Fleckung kann sehr umfangreich werden (WOHLFAHRT 1954, 1957). Sie ist unabhängig von anatomischen Strukturen (Borsten, Muskelansätzen, Tracheen), steht jedoch in Zusammenhang mit der Determiation der Raupen, weil stärker gefleckte Raupen in der Regel zu Latenzentwicklung neigen, während rein grüne oder schwach gefleckte meist die gen. aest. ergeben (Abb. 21).

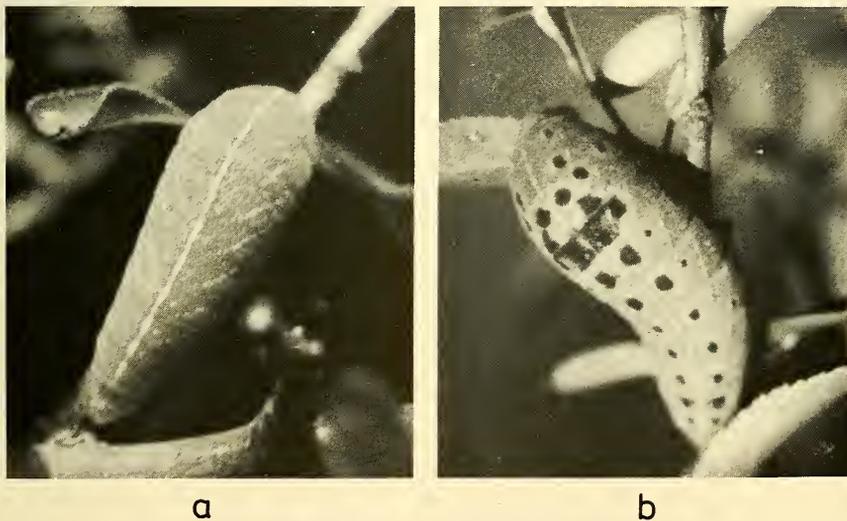


Abb. 21: *I. podalirius*, Raupen im letzten Stadium.

a) ungefleckt, b) stark gefleckt.

Fig. 21 *I. podalirius*: Caterpillars in the last stage before pupation.

a) spottless, b) heavily spotted type.

Eine wesentliche Rolle für die Fleckung spielt die Qualität des Futters. Je dürrtiger oder älter die Blätter sind, desto mehr Flecken entstehen, und desto größer ist die Tendenz zur Latenzentwicklung (WOHLFAHRT 1957). Bei der Verfärbung der Raupen vor dem Anspinnen werden die Flecken in der Subitanentwicklung eingeschmolzen und die Raupen bleiben grün. In der Latenzentwicklung dagegen werden die Flecken unter Verfärbung nach schwärzlich sehr stark komprimiert und nach den urümlichen Längsstreifen (SCHRÖDER 1894) je Segment mit großer Regelmäßigkeit ergänzt (Abb. 22), während sich die Raupen in ihrer Grundfarbe mißfarben schmutzig graugelb verfärben, wohl ein der Verfärbung mancher Nachfalterraupen ähnlicher Vorgang, wie er von BÜCKMANN (1959) analysiert wurde. Ein sicherer Generationsunterschied ist durch die Art der Fleckung noch nicht gegeben, denn recht stark gefleckte Raupen können nach Einschmelzen der Fleckung zu Sommerpuppen werden, und ursprünglich rein grüne Raupen können sich verfärben und Winterpuppen ergeben. Trotzdem spricht vermehrte Fleckung mit einiger Wahrscheinlichkeit für Latenzentwicklung.



a



b

Abb. 22: *I. podalivius*, zur Latenzentwicklung determinierte Raupe Kopf abwärts beim Verlassen des Futters vor der Verpuppung; Fleckung komprimiert und ergänzt. a dorsal, b lateral.

Fig. 22 Caterpillar of *I. podalivius* determined to latent development. With its head turned downward it is about to leave the food plant short before pupation. The pattern of spots appears compressed and has become supplemented. a) dorsal, b) side view.

#### 4.1.2 Verhalten bis zur Vorpuppe

Kurz nach dem Einsetzen der Verfärbung beginnen die Raupen unruhig umherzulaufen und sich einen geeigneten Verpuppungsplatz zu suchen. Hier äußert sich die Entwicklungsrichtung zum ersten Mal eindeutig. Die Raupen der gen. aest. bleiben am Futter, laufen dort umher und setzen sich schließlich an einem Ästchen oder an der Unterseite eines größeren Blattes fest. Dort vollzieht sich der sehr differenzierte Vorgang des Anspinnens zunächst ins „Unreine“, was zur Folge hat, daß die Raupe ihr Blatt an Stiel und Ast festspinnt und somit für die Puppenzeit eine gewisse Sicherheit dafür hat, daß das Blatt unter ihrem Gewicht nicht abfällt. Allmählich reift dabei der Instinkt, sich zu gürteln. Die Raupe spinnt kopfabwärts die Fußplatte, dreht sich um 180°, spinnt ihren Gürtel, schlüpft mit dem Kopf und den ersten Segmenten hindurch und kommt als grüne Vorpuppe zur Ruhe.

Anders ist das Verhalten der zur Latenzentwicklung determinierten Raupen. Sie laufen unruhiger und verlassen nach kurzer Zeit das Futter, lassen sich zu Boden fallen und laufen dort mit großer Hast und Ausdauer oft viele Stunden lang, bis sie einen geeigneten Verpuppungsplatz gefunden haben. Die bevorzugten Plätze befinden sich in der Bodenvegetation, unter freiliegenden dickeren Wurzeln, unter Steinen, in Höhlungen am Fuß von Stämmen und ähnlichen möglichst geschützten, dunklen Orten, wobei sie sich nach Möglichkeit so gürteln, daß ihr Körper waagrecht hängt. Die Vorpuppe behält die schmutzig gelbgraue Farbe der entfärbten Raupe samt den schwärzlichen Punkten.

#### 4.2 Puppen (Färbung, Cuticula)

In der Färbung der Puppen wird der Generationsdichroismus der Vorpuppen beibehalten. Die Sommerpuppen bleiben mehr oder weniger leuchtend grün mit schwacher Sprenkelung. Sie gleichen mit ihren helleren Graten völlig den Blättern samt deren Rippen und sind derart bestens getarnt. Gelegentlich noch vorhandene Reste einer schwachen dunklen Fleckung aus der Raupenzeit werden gänzlich eingeschmolzen und sind bald nicht mehr zu bemerken. Frische Winterpuppen zeigen noch kurze Zeit die mißfarbene Tönung der Vorpuppen. Mit dem Erhärten der Cuticula färben sie sich dunkler und übernehmen die Punkte der Vorpuppen als mitunter deutliche Zeichnung im Rahmen der allgemeinen Puppenfarbe (WOHLFAHRT 1954). Die Färbung der Winterpuppen ist recht verschieden, immer jedoch ein mehr oder weniger dunkles Ockergelb bis dunkelocker und tief rotbraun. Die Puppen werden um so dunkler, je gefleckter die Raupe war. Winterpuppen können auch graugrün getönt sein, doch dominiert stets die Schmutzfarbe, so daß nie ein Zweifel über die Entwicklungsrichtung besteht. Verfrühtes Schlüpfen ist bei Winterpuppen aller Schattierungen möglich.

Nach KAISER (1949) ist die Cuticula der Latenzpuppen von *Pieris brassicae* L. etwa doppelt so dick, als die der Subitanpuppen. Da ähnliche Verhältnisse auch beim Segelfalter zu erwarten waren, wurde an je einer normalen Subitan- und Latenzpuppe auf Querschnitten die Dicke der Cuticula an der Rüsselscheide, an den Flügelscheiden und am Abdomen an verschiedenen senkrecht geschnittenen Stellen gemessen, um sicher zu gehen, daß die genannten Bereiche in sich einheitlich dick sind. Die Ergebnisse zeigt Tabelle 4. Die Unterschiede zwischen den Generationen sind in allen Fällen sehr gut gesichert ( $t$ -Test,  $p < 0,0002$ ). Die Cuticula des Abdomens ist um den Faktor 1,31 dicker, als die Cuticula der Rüssel- und Flügelscheiden,

beziehungsweise der Extremitätenscheiden. Die Cuticula der aest.-Puppen ist im Durchschnitt um den Faktor 0,75 dünner, als die der vern.-Puppen. Der Generationsunterschied besteht also auch hier, wenn auch nicht so stark, wie beim großen Kohlweißling.

Tabelle 4: *I. podalirius* (L.). Dicke der Puppencuticula in den beiden Generationen.  
Thickness of the cuticle of pupae in both generations.

gen.	Entwicklung	Meßstelle	n Messungen	$\bar{M}$ $\mu\text{m}$	$S \approx$	$m \approx$
vern.	latent	Rüssel-	16	73	$\pm 9$	2,2
aest.	subitan	scheide	14	53	$\pm 7$	1,7
vern.	latent	Flügel-	12	74	$\pm 6$	1,7
aest.	subitan	scheide	13	56	$\pm 9$	2,3
vern.	latent	Abdomen	14	96	$\pm 10$	2,5
aest.	subitan		18	76	$\pm 11$	2,5

### 4.3 Entwicklungsdauer

#### 4.3.1 Raupen

Von der Determination an ändert sich die Entwicklungsdauer der Raupen. Die Zeit des letzten Raupenstadiums einschließlich Vorpuppe betrug in durchschnittlich 21° C bei Latenzentwicklung angenähert  $\bar{M} = 17,1$  Tage ( $n = 8$ ,  $\log S \approx \pm 0,096$ ;  $\log m \approx 0,034$ ), bei Subitanentwicklung dagegen nur  $\bar{M} = 12,5$  Tage ( $n = 5$ ;  $\log S \approx \pm 0,064$ ;  $\log m \approx 0,027$ ). Der Unterschied ist gesichert (t-Test,  $p \approx 0,02$ ). Die zur Subitanentwicklung determinierten Raupen entwickelten sich um den Faktor 0,73 schneller.

#### 4.3.2 Puppen

Ein Vergleich der Entwicklungszeiten stößt hier auf Schwierigkeiten, weil die Latenzentwicklung eine Diapause einschließt, deren Dauer von exogenen Faktoren abhängt. Ein Abschnitt der Puppenzeit ist trotzdem vergleichbar, nämlich die Endentwicklung vom Beginn der Verfärbung (Durchscheinen der Falterzeichnung) bis zum Schlüpfen (WOHLFAHRT 1964). Um die Schlüpfhemmung infolge von Licht (WOHLFAHRT 1964) auszuschalten, wurden die Puppen in Dauerdunkel gehalten und ihrem endogenen circadianen Rhythmus überlassen, dessen individuelle Verschiedenheiten dann in die jeweilige Streuung eingehen. Praktisch erwiesen sich diese Differenzen als belanglos. Außerdem interessierte der Einfluß verschiedener Temperaturen auf die Entwicklungszeit. Das Ergebnis zeigen Tab. 5 und Abb. 23. Die Entwicklungsdauer ist in der bekannten Art exponentiell von der Temperatur abhängig (SCHWERDTFEGER 1977). Die Endentwicklung der Subitanpuppen ist um den Faktor 0,61 kürzer, als die der Latenzpuppen. Die Werte sind im mittleren Bereich sehr gut korreliert, jedoch zeigen die Kurven an den Enden bezeichnende Verschiedenheiten. Die Subitanentwicklung wird von 25° C abwärts, die Latenzentwicklung schon ab 23° C und nach oben ab 34° C merklich langsamer, das bedeutet, daß das Opti-

zum der Subitanentwicklung in einem etwas höheren Temperaturbereich liegt und daß hohe Temperaturen den schlüpfreifen aest.-Falter nicht stören. Die Kurve der gesamten Subitan-Puppenruhe verläuft entsprechend der Endentwicklung, doch wirkt hier 36° C bereits hemmend: die Puppe ist gegenüber hohen Temperaturen empfindlicher, als der schlüpfreife Falter.

Tabelle 5: *I. podalirius* (L.). Entwicklungszeiten der Puppen bei verschieden hohen Temperaturen.<sup>3)</sup>  
The duration of the pupal development at different temperatures.

	gen. vern. Verfärbungszeit				gen. aest. Verfärbungszeit				Puppenruhe			
	n	$\bar{M}^h$	log S ± log m		n	$\bar{M}^h$	log S ± log m		n	$\bar{M}^h$	log S ± log m	
36° C	4	22,4	0,047	0,024	5	11,5	0,040	0,018	7	184	0,010	0,004
34° C	8	22,1	0,066	0,023	13	13,0	0,042	0,012	15	178	0,018	0,005
31° C	10	25,6	0,071	0,022	36	15,7	0,053	0,009	40	200	0,020	0,003
28° C	49	28,0	0,057	0,008	16	18,1	0,055	0,014	14	235	0,026	0,007
25° C					15	21,1	0,104	0,027	17	276	0,028	0,007
23° C	9	40,1	0,038	0,013								
22° C					8	32,6	0,067	0,024	8	372	0,013	0,005
19° C	11	63,7	0,046	0,014								

Auf Grund der geschilderten Daten läßt sich die nicht durch Diapause verzögerte Latenz-Puppendauer erschließen, wenn die Annahme zutrifft, daß sich die beiden Gesamtpuppenzeiten zueinander verhalten, wie die Endentwicklungszeiten. Bei 28° C würden dann ungehemmte Winterpuppen nach etwa 389 Stunden den Falter ergeben (Abb. 23). Ein experimenteller Wahrscheinlichkeitsnachweis wird über in der Zucht verfrüht geschlüpfte vern.-Falter möglich. Ihre Puppendauer betrug bei 28° C  $\bar{M} = 68,4^d \cong 1641^h$  ( $n = 27$ ;  $\log S = \pm 0,143$ ;  $\log m = 0,028$ ). Gemessen an normalen Verhältnissen ist ein derart verfrühtes Schlüpfen außerordentlich selten, weil es im Grunde auf einer Fehlentwicklung beruht. Deshalb kann die Streuung für den allgemeinen Fall noch sehr viel höher angesetzt werden. Bei einem  $\log S$  von  $\pm 0,209$  würde  $-3S$  eine Puppendauer von  $387^h$  ergeben, die mit der proportional zur Subitanentwicklung errechneten Dauer von  $389^h$  gut übereinstimmt. Damit wird der theoretische Wert für die ungehemmte Entwicklung einer Winterpuppe als Grenzfall realistisch, zumal seine Variationsbreite hier gar nicht in Rechnung gestellt ist.

<sup>3)</sup> Bei den Entwicklungszeiten sind ♂♂ ( $n = 143$ ) und ♀♀ ( $n = 142$ ) gemeinsam berücksichtigt. Ihre Puppendauer (aest.) ist praktisch gleich lang, wenschon die Tendenz besteht, daß die Zeiten mit sinkenden Temperaturen bei den ♀♀ geringfügig länger werden. Die Verfärbungszeiten der ♂♂ sind allgemein etwas kürzer, doch läßt sich der Unterschied nur in der Hälfte der Fälle sichern, so daß die Annahme der Gleichheit keinen allzu großen Fehler bedeutet.

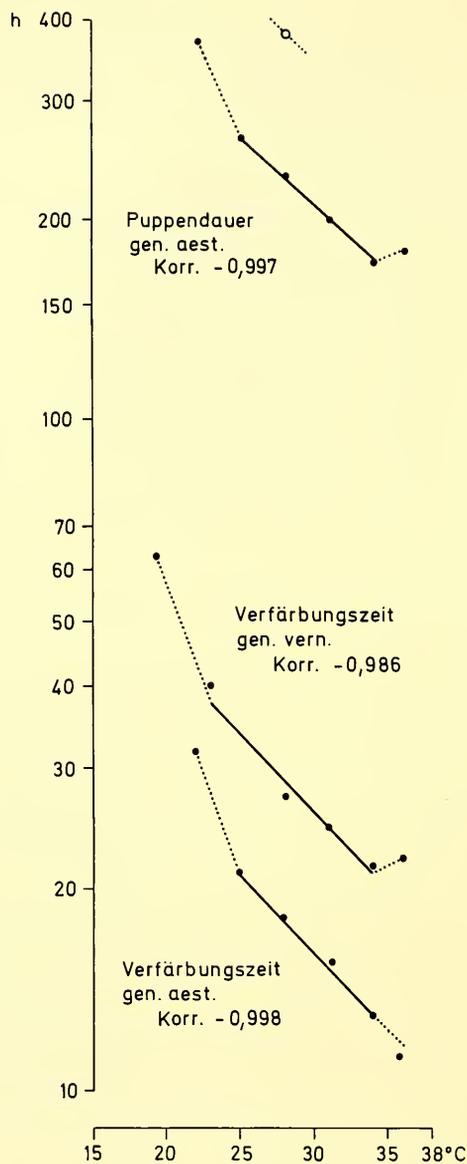


Abb. 23: *I. podalirius*, Puppensdauer und Verfärbungszeit.

○ Theoretische Dauer der ungehemmten Latenzentwicklung bei 28° C.

Fig. 23 Duration of the pupal stage relative to the discoloring rate of the cuticle.

○ The theoretical values refer to an uninhibited latent development at 28° C.

## 5. Diskussion der Befunde

In Betracht der zahlreichen eindeutigen, jedoch teilweise geringfügigen Unterschiede zwischen den Faltern der beiden Generationen des Segelfalters *Ipbicliodes podalirius* (L.), wie sie an ♂♂ der Population Gambach gefunden wurden<sup>4)</sup>, ist es schwer vorstellbar, daß diese sämtlich durch eine einzige hormonale Umstellung unmittelbar bewirkt werden sollen. Dasselbe gilt für die Unterschiede in den Präimaginalstadien. Wahrscheinlicher erscheint die Annahme, daß die Determination zur Subitan- beziehungsweise zur Latenzentwicklung einige wenige grundsätzliche Weichen stellt, als deren Folge alle anderen Unterschiede aufgefaßt werden können. Als solche bieten sich die verschiedene Dauer des letzten Raupen- und des Puppenstadiums an, das bei der Latenzentwicklung normalerweise eine Diapause einschließt. Eine weitere Alternative bringt das verschiedene Verhalten der Raupen vor der Verpuppung. Bei den Antworten auf Temperatur während der Endentwicklung der Puppen handelt es sich eher um eine Anpassung an die in den betreffenden Jahreszeiten vorherrschenden Verhältnisse, die durch Selektion in den Entwicklungsgang eingebaut wurde. Die sich als solche langsamer entwickelnde Latenzpuppe erhält dergestalt die zum Schlüpfen benötigte Wärmesumme, ist jedoch gegen zu hohe Wärme anfällig. Die sich bei denselben Temperaturen schneller entwickelnde Subitanpuppe ist gegenüber Temperaturabfall empfindlicher, während der schlüpfreife Falter in der Puppe gegenüber hohen Temperaturen resistenter zu sein scheint (Abb. 23).

Bedeutsamer erscheint die Umstimmung im Verhalten der spinnreifen Raupen. Sie ist sicher eine unmittelbare Folge der Determination durch die Tageslänge, beziehungsweise der durch sie bedingten hormonalen Einflüsse. Es wäre denkbar, daß Änderungen im Stoffwechsel in der Vorbereitung zum latenten Entwicklungsgang, wie sie sich sichtbar in der Pigmentbildung äußern, in den Raupen eine Unruhe auslösen, die sie zu verstärktem Laufen und schließlich zum Verlassen des Futters zwingt, in dessen Folge dann das Anspinnen in der bodennahen Vegetation notwendig wird, wobei die Latenzpuppen durch ihre Färbung dort bestens angepaßt sind. Die Pigmentierung der Winterpuppen sowie ihre dickere Cuticula führen weiter zum auffallendsten Unterschied am Puppenstadium, zur Entwicklungsdauer der Winterpuppen und damit der Falter der Frühjahrsgeneration. Im Verlauf des im letzten Raupenstadium eingeleiteten, längeren Entwicklungsganges wird gegenüber der ungehemmt weiterlaufenden Subitanentwicklung bei gleicher Temperatur der cuticulare Anteil vermehrt, was eine dickere Puppencuticula (Tab. 4), Vergrößerung der Schuppen (Abb. 20) und die Ausbildung längerer Haare beim Falter (Stirnschopf Abb. 11) zur Folge hat. Zugleich wird die Bildung von dunklem Pigment begünstigt, was zur Verbreiterung und auch zur Vermehrung der Flügelbinden führt. Die beschleunigte Subitanentwicklung bewirkt die Ausbildung einer dünneren Puppencuticula und beim Falter kleinere Schuppen, jedoch größere Flügel. Die Ursache dieser Verschiebung kann nur in schnellerem und stärkerem Wachstum der betreffenden Imaginalscheiben nach der Determination im letzten Raupenstadium zu suchen sein. Da der durch die Anlage der Schuppenanordnung vorgegebene Reihenabstand in beiden Generationen ungefähr gleich bleibt, die Schuppen der

---

<sup>4)</sup> Die Befunde an Segelfaltern anderer Standorte sind grundsätzlich ebenso, doch erbringen sie zusätzlich weiterführende Gesichtspunkte, die an anderer Stelle zusammen mit den ♀♀ später behandelt werden sollen.

gen. aest. jedoch kleiner sind, ergibt sich die scheinbar dünnere Beschuppung der Sommerfalter. Zahlenmäßig beträgt die Dauer des letzten Raupenstadiums der gen. aest. etwa  $\frac{3}{4}$  der gen. vern., dasselbe gilt für die Dicke der Puppen cuticula und für die Größe der Schuppen, was vielleicht auf einen Zusammenhang zwischen der Entwicklungsdauer und den Vorstufen der Chitinbildung hinweist.

Nach REINHARDT (1969) wird die Rotfärbung bei *Araschnia levana* L. durch Wärme und damit schnellere Entwicklung gehemmt. Die Ausbildung der f. *ornata* Wheeler ist beim Sommer-Segelfalter in ähnlicher Weise weitgehend unterdrückt (Abb. 18), es handelt sich also hier nur um einen sekundären Färbungsunterschied. Die größere Augenzeichnung auf den Hinterflügeln der gen. aest. ist sicher ebenfalls sekundär und beruht auf der Verbreiterung der Hinterflügelfläche, wobei auch die Zeichnung im Verhältnis größer wird. Daß diese Vergrößerung nur das Schwarz betrifft, liegt sehr wahrscheinlich ebenfalls an der Reduktion des Orange infolge der schnelleren Entwicklung.

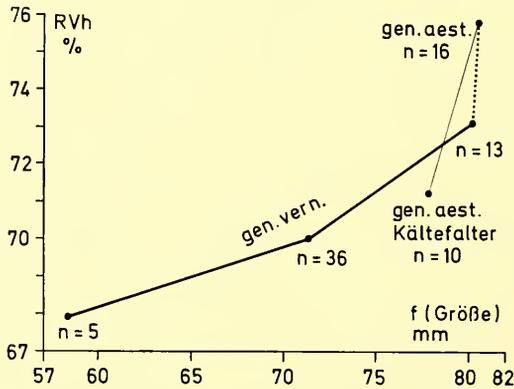


Abb. 24: *I. podalirius* ♂♂, Relative Vorderflügelhöhe (RVh) als Funktion der Flügelspanne (f).

Fig. 24 Height of the fore-wing (RVh) of *I. podalirius*-♂♂ relative to the natural wing span (f).

Das in Beschuppung und Pigmentierung verschiedenartige Aussehen der Faltergenerationen ist also auf Entwicklungsvorgänge zurückzuführen, die bereits bei der Differenzierung der Imaginalscheiben in der Raupe ihren Anfang nahmen. Dort wird folglich auch die Ursache der Proportionsverschiebungen liegen, welche normale Sommerfalter als unmittelbare Fortsetzung der verschieden großen Frühjahrsfalter erscheinen lassen, wie es bei der Darstellung der (relativen) Vorderflügelhöhe als Funktion der Flügelspanne zur Geltung kommt (Abb. 24). Hier lassen sich die Punkte unschwer durch eine Kurve verbinden, deren höchsten Wert die gen. aest. bestimmt. Die Sommertiere erscheinen gleichsam als besonders herausgehobene Frühjahrsstiere, während die letzteren gegenüber den normalen Sommerfaltern eher als kümmerformen anzusehen wären. Die Falter des Kälteversuchs (Tab. 2, a) und

des Sommers 1948, deren letzte Raupenzeit und Vorpuppe in die außergewöhnliche Abkühlung fielen, zeigen, daß die Höhe der Vorderflügel durch die Entwicklungsdauer modifiziert wird, und daß der gen. aest., die sich als solche schneller entwickeln würde, durch Kühle und damit langsamere Entwicklung eine Vorderflügelhöhe im Bereich der gen. vern. aufgezungen werden kann. Bei allmählicher Angleichung der Generationen aneinander holt in anderen Fällen die gen. vern. schneller auf und ist zuletzt bei großen Individuen von der gen. aest. in den Proportionen nur noch wenig verschieden, so bei der Zackentiefe der Hinterflügel (Abb. 10 oben), oder bei den Beziehungen zwischen Flügelfläche und Flugspanne (Abb. 4). Allgemein entsprechen höheren Vorderflügeln und damit geringerer relativen Spannweite längere Schwänze an den Hinterflügeln (Abb. 7). Hier zeichnen sich die durchschnittlich längeren Schwänze der gen. aest. als besonders auffallender Generationsunterschied ab. Die Schwänze können allerdings sehr stark von Außenfaktoren modifiziert werden und bis in den vern.-Bereich rücken. Versuche haben gezeigt, daß Proportionsverschiebungen noch im frühen Puppenstadium möglich sind (Tab. 2, a u. b). Faßt man den Einfluß äußerer Faktoren in ihrer Einwirkung auf das Aussehen der Falter zusammen, so ergeben sich zwanglos Beziehungen, wie sie von MÜLLER und REINHARDT (1969) in einer Abbildung dargestellt wurden, in der die Übergänge zwischen den Langtag- und den Kurztagformen beim Landkärtchen *Araschnia levana* L. begründet eingeordnet sind. Beim Segelfalter wird die Einordnung durch das Hinzutreten der Formverschiedenheiten als weiterem Parameter entsprechend schwieriger.

Besonders kennzeichnend für die Latenzentwicklung der gen. vern. ist die Diapause, die einen erheblichen entwicklungsphysiologischen Unterschied gegenüber der Subitanentwicklung darstellt. Im Normalfall kann sie nur durch Abkühlung gebrochen werden (beim Segelfalter für kurze Zeit 5° C). In bezug auf die Generationsverschiedenheiten der Segelfalter ist sie jedoch nur von untergeordneter Bedeutung, weil sie für die Ausbildung der gen. vern.-Merkmale gar nicht unmittelbar verantwortlich ist, wie die im Herbst, also ohne Diapause und Abkühlung geschlüpften Falter beweisen (WOHLFAHRT 1957). Derartige seit langem bekannte Ausbrecher (SCHULTZ 1896/97) zeigen den Habitus der gen. vern., wenn auch mit sehr großer Variationsbreite, und belegen dadurch, daß das Aussehen der Frühjahrsfalter schon am Anfang der Prädiapause festgelegt sein muß.

Bei Raupen, deren experimentelle Determination in die kritische Tageslänge fällt, können Übergangserscheinungen auftreten. Entweder laufen derartige Raupen nicht, ergeben aber gelbgrüne Latenzpuppen, oder sie laufen am Boden und ergeben graugrüne Puppen, die bald schlüpfen. Häufig ist die Puppenfarbe indifferent, wie das Verhalten der Raupen. Die Falter haben einen mehr oder weniger hellen Abdomenrücken, die Schwänze sind kurz, oder auch lang mit wenig Gelb an der Spitze, die relative Spannweite ist intermediär. Ähnlichkeit besteht mit kühl entwickelten Sommerfaltern, obgleich die Versuchstemperatur meist verhältnismäßig hoch war. Da die meisten dieser Falter in Versuchen mit anderen Fragestellungen zufällig entstanden und Einzelstücke sind, wurde von einer Auswertung zunächst abgesehen.

Die Gesamtheit der Unterschiede zwischen Frühjahrs- und Sommergeneration läßt sich nunmehr in folgendem Zusammenhang sehen: Durch die Tageslänge werden die Raupen Ende des 4. bis Anfang des 5. Stadiums zur Latenz- oder Subitanentwicklung determiniert. Hierdurch hervorgerufene hormonale Änderungen bewirken eine Veränderung im Stoffwechsel, die einesteils Änderungen in der Bildung von Pigment und cuticularen Substanzen zur Folge hat, anderenteils die Entwick-

lungsgeschwindigkeit beeinflusst und das verschiedene Verhalten der Raupen verursacht. Infolge der veränderten Entwicklungsgeschwindigkeit differenzieren sich die Imaginalscheiben verschieden, was zu den beschriebenen Form- und Proportionsverschiedenheiten der Falter führt. Hinzu kommt der modifizierende Einfluß der Außenfaktoren, insbesondere der Temperatur. Für die Generationsunterschiede sind die dadurch hervorgerufenen Veränderungen trotz ihrer Auffälligkeit ursächlich nur von sekundärer Bedeutung, jedoch machen sie den adaptiven Habitus des Segelfalters (WOHLFAHRT 1978) verständlich.

## 6. Zusammenfassung

1. Ausgehend von der Frage nach der Wirkung hormonaler Umstellungen auf die zeitliche Variabilität infolge der Determination der Entwicklung durch die Tageslänge werden auf Grund von Vermessungen statistisch in folgenden Merkmalen Unterschiede zwischen den Männchen der Frühjahrs- und der Sommergeneration des mitteleuropäischen Segelfalters *Ipbiclides podalivius* (Linnaeus 1758) nachgewiesen: die Sommerfalter sind größer, als die Frühjahrsfalter, dasselbe gilt im besonderen von der Höhe der Vorderflügel, von der Breite der Hinterflügel und von der Schwanzlänge.
2. Zwischen den Flügelproportionen wurden Beziehungen hergestellt, die Aufschlüsse über die gleitende Ausprägung der Merkmale bei verschiedenen großen Faltern beider Generationen, sowie der Generationen unter sich ergeben.
3. Verschiedenheiten bestehen auch in der Pigmentierung, und zwar ist die Frühjahrs-generation stärker pigmentiert, so am Abdomenrücken, am Vorderflügel (zusätzliche Binde VII), am Hinterflügel im Bereich der Binden am Innenrand, der Binde V/VI unterseits, und an den Schwänzen (weniger Gelb an den Schwanzspitzen).
4. Die f. *ornata* WHEELER findet sich fast nur im Frühjahr.
5. Haare und Schuppen der Frühjahrsfalter sind größer. Da der Reihenabstand der Schuppen ungefähr gleich bleibt, erscheinen die Flügel der Sommerfalter dünner beschuppt.
6. Wesentliche Generationsunterschiede finden sich in der Präimaginalentwicklung, im Verhalten der Raupen vor der Verpuppung, in der Pigmentierung der Raupen im letzten Stadium nach der Determination, der Vorpuppen und Puppen, sowie in der Dicke der Puppen cuticula.
7. Die Raupen und Puppen der Sommerfalter entwickeln sich schneller (Subitanentwicklung). Die Latenzentwicklung der Frühjahrsfalter schließt normal eine Diapause ein, die jedoch mitunter als Fehlentwicklung unterdrückt werden kann (ungehemmte Latenzentwicklung). Diese Falter haben das Aussehen der Frühjahrs-generation, das folglich schon in der Prädiapause angelegt wird.
8. Die Endentwicklung der Puppen ist der jeweiligen Jahreszeit angepaßt.
9. Als maßgebend für die Verschiedenheit der Falter der beiden Generationen wird eine hormonal bedingte innere Milieuänderung angesehen, die in der determinierten Raupe je nach der Entwicklungsrichtung ein verschiedenartiges Wachstum der Imaginalscheiben bewirkt, wodurch Flügelform und Schuppengröße verschieden werden.
10. Weitere Verschiedenheiten in den Proportionen der Flügel wie in der Pigmentierung erweisen sich als temperaturbedingte Modifikationen, die jedoch das Aussehen der Generationen sekundär sehr wesentlich prägen können.

## 7. Literatur

- BÜCKMANN, D., 1959: Die Auslösung der Umfärbung durch das Häutungshormon bei *Cerrua vinula* L. (Lepidoptera, Notodontidae). — J. Ins. Physiol. 3: 159—189
- — 1970: Die hormonale Entwicklungssteuerung der Arthropoden. — Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1969: 215—239
- — 1974: Die hormonale Steuerung der Pigmentierung und des morphologischen Farbwechsels bei den Insekten. — Fortschritte der Zool. 22, (2/3): 1—22
- BERGE, Fr., 1910: Schmetterlingsbuch — 9. Aufl. bearbeitet von H. Rebel. — Schweizerbart, Stuttgart.
- BERGMANN, A., 1952: Die Großschmetterlinge Mitteleuropas, Bd. 2, Tagfalter. — Urania, Jena.
- EIMER, Th., 1889: Die Artbildung und Verwandtschaft bei den Schmetterlingen. Eine systematische Darstellung der Abänderungen, Abarten und Arten der Segelfalter-ähnlichen Formen der Gattung *Papilio*. — Fischer, Jena.
- FORSTER, W. und Th. A. WOHLFAHRT, 1976: Die Schmetterlinge Mitteleuropas, Bd. 2, Tagfalter. — Franckh, Stuttgart.
- KAISER, P., 1949: Histologische Untersuchungen über die Corpora allata und Prothoraxdrüsen der Lepidopteren in bezug auf ihre Funktion. — Roux'Arch. 144: 99—131
- LEMPKE, M. B.-J., 1932—1933: La Morphologie d'*Iphiclides podalirius* L. — Lambillionea, p. 211—225, 242—253 und 13—19
- LINDER, A., 1960: Statistische Methoden. — Birkhäuser, Basel und Stuttgart.
- MÜLLER, H. J., 1954: Der Saisondimorphismus bei Zikaden der Gattung *Euscelis* Brullé. — Beitr. Ent. 4: 1—56
- — 1955: Die Saisonformenbildung von *Araschnia levana*, ein photoperiodisch gesteuerter Diapause-Effekt. — Nat. wiss. 1955: 134—135
- — 1957: Die Wirkung exogener Faktoren auf die zyklische Formenbildung der Insekten, insbesondere der Gattung *Euscelis* (Hom. Auchenorrhyncha). — Zool. Jb. Syst. Ökol. Geogr. 85: 317—430
- MÜLLER, H. J. und R. REINHARDT, 1969: Die Bedeutung von Temperatur und Tageslänge für die Entwicklung der Saisonformen von *Araschnia levana* L. (Lep. Nymphalidae). — Entomol. Berichte, Berlin, 1969: 93—100
- NEUMANN, D., 1976: Mechanismen für die zeitliche Anpassung von Verhaltens- und Entwicklungsleistungen an den Gezeitenzyklus. — Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1976: 9—28
- PÄTAU, K., 1943: Zur statistischen Beurteilung von Messungsreihen (eine neue t-Tafel). — Biol. Zentralbl. 63: 152—168
- PEARSON, E. S. and H. O. HARTLEY 1966: Biometrika Tables for Statisticians, vol. I. — Cambridge.
- PFANZAGL, J., 1968: Allgemeine Methodenlehre der Statistik Bd. II. — W. de Gruyter, Berlin.
- REINHARDT, R., 1969: Über den Einfluß der Temperatur auf den Saisondimorphismus von *Araschnia levana* L. (Lepidopt. Nymphalidae) nach photoperiodischer Diapause-Induktion. — Zool. Jb. Physiol. 75: 41—75
- SEITZ, A., 1909: Die Großschmetterlinge der Erde, Bd. 1. — Kernen, Stuttgart.
- SCHLOTKE, E., 1926: Über die Variabilität der schwarzen Pigmentierung und ihre Beeinflussbarkeit durch Temperatur bei *Habrobracon juglandis* Ashmead. — Z. vergl. Physiol. 3: 692—736
- SCHRÖDER, Chr. W. M., 1894: Entwicklung der Raupenzeichnung und Abhängigkeit der letzteren von der Farbe der Umgebung. — Inaug. Diss. Kiel.
- SCHULTZ, O., 1896—1897: Kleine Mitteilungen. — Entomol. Z. Guben, 10. Jg.: 152
- SCHWERDTFEGER, F., 1977: Ökologie der Tiere, Bd. 1. — Parey, Hamburg und Berlin.
- SÜFFERT, F., 1932 Phänomene visueller Anpassung. — Z. Morph. Ökol. Tiere 26: 147—316

- WEBER, Erna, 1967: Grundriß der Biologischen Statistik. — Fischer, Stuttgart.
- WOHLFAHRT, Th. A., 1954: Beobachtungen über Färbung und Zeichnung an Raupen und Puppen des Segelfalters *Iphiclides podalirius* (L.) und über die Ursache des Auftretens seiner Sommergeneration in Mitteleuropa. — Entomol. Z. 64: 161—167, 175—184
- — 1955: Über den fakultativen Bivoltinismus des Segelfalters *Iphiclides podalirius* (L.) (Papilionidae, Rhopal.). — Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1954: 133—137
- — 1956: Die Größe der Individuen in der Frühjahrs- und Sommergeneration des Segelfalters *Iphiclides podalirius* (L.) (Papilionidae, Rhopal.). — Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1955: 415—420
- — 1957: Über den Einfluß von Licht, Futterqualität und Temperatur auf Puppenruhe und Diapause des mitteleuropäischen Segelfalters, *Iphiclides podalirius* (L.). — Ber. 8. Wandervers. dtsh. Ent.: 6—14
- — 1964: Über den Einfluß von Licht und Dunkelheit auf das Schlüpfen des Segelfalters *Iphiclides podalirius* (L.) gen. vern. (Lep., Papilionidae). — Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1963: 287—291
- — 1975: *Iphiclides podalirius* ab. *undecimlineatus* Eimer 1889 (Lep. Papilionidae). — Atalanta 6: 16—18
- — 1978: Die infraspezifische Taxonomie des Segelfalters *Iphiclides podalirius* (Linnaeus 1758) im Lichte neuerer biologischer Erkenntnisse, insbesondere hinsichtlich der Formen *inalpina* Verity 1911 und *valesiaca* Verity 1911. — Nachr.-Bl. Bayer. Entomol. 27.: 1—5
- — 1980: Über das Zusammenwirken von Erbfaktoren und Umwelteinflüssen auf die Variabilität der f. *ornata* Wheeler des Segelfalters *Iphiclides podalirius* (L.) (Lepidoptera, Papilionidae). — Erscheint in Mitt. Münchn. Ent. Ges. 70
- ZELLER, P. C., 1847 *Papilio Podalirius Zanclaenus*. — Isis (Encyclopaed. Z.) Jg. 1847: 213. — Leipzig

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Th. A. Wohlfahrt,  
1. Zoolog. Institut der Universität Würzburg,  
Röntgenring 10, D-8700 Würzburg

Angenommen am 10. 6. 1978